Die Eibildung der Dytisciden.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Universität zu Rostock

vorgelegt von

Thomas Günthert

aus Nußdorf (Rheinpfalz).

Rostock 1910.

Die Eibildung der Dytisciden.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Universität zu Rostock

vorgelegt von

Thomas Günthert

aus Nußdorf (Rheinpfalz).

ACAD. LAND BAD. BIBL.

Rostock 1910.

Referent: Herr Prof. Dr. Will.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 30. Abt. f. Anat. 1910.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551526_0139

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

I. Entstehung der Ei- und Nährzellen bei Dytisciden.

Einleitung: Historischer Rückblick.

Vorbemerkungen über Material, Konservierung und Färbemethoden.

A. Allgemeine Morphologie des Dytiscidenovariums.
   a) Der Endfaden.
   b) Die Endkammer.
   c) Multiplikationsteilungen der Oogonien und die Entstehung des Spindelrestes.

B. Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen.
   a) Differenzierung der chromatischen Elemente im Oogonienkern: *Dytiscus* — *Colymbetes*.
   b) Differentialmitosen.

C. Die Rosette.

D. Pathologische Prozesse in der Endkammer und ihre Beziehungen zur ältern Literatur.

E. Bemerkungen zur Literatur.

II. Die secretorische Funktion der Nährzellen.

Einleitung: Die Eiröhre.

A. Tetraden.

B. Chromidien.

C. Beziehungen zwischen Eizelle und Nährzellen.

Anhang.

I. Entstehung der Ei- und Nährzellen bei Dytisciden.

Über die Entstehung der Eizelle und der Nährzelle bei den Insecten finden wir in der Literatur die denkbar verschiedensten Meinungen vertreten. Die Ansichten der Forscher gehen derart auseinander, daß es angebracht erscheint, zuvor einen kurzen historischen Rückblick auf die einschlägigen frühern Untersuchungen zu werfen. Bevor ich daher auf die Oogenese bei den Dytisciden eingehe, sei mir ein Streifzug durch die zahlreiche Literatur über die Bildung der verschiedenen Elemente des Insectenovariums gestattet.

Zu weit würde es jedoch führen, mich hier mit sämtlichen Autoren zu befassen, die sich einmal mit dieser Frage beschäftigt haben, zumal auch in der umfassenden Arbeit KORSCHELT's: „Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums" (1886) die bis dahin bekannte Literatur angeführt ist. Ich beschränke mich daher im Folgenden darauf, die Resultate der ältern Arbeiten kurz zu rekapitulieren und, soweit sie für unser Thema wichtig sind, entsprechend hervorzuheben.

KORSCHELT (32) selbst und fast alle Forscher vor ihm, darunter: WEISMANN (55), STEIN (53), LUBBOCK (38), CLAUS (11), LEUCKART (37), LUDWIG (39), BESSELS (1), BRANDT (7), TICHOMIROFF (54), PALMÉN (49), SCHNEIDER (51) etc. behaupten, daß die 3 Elemente der Ovarialtube bei den Insecten, nämlich die Eizellen, die Nährzellen und die Follikelepithelzellen entstehen, indem sich einige indifferente Zellen, die größtenteils in der vordern Portion der Endkammer liegen, nach verschiedenen Richtungen differenzieren, so daß bald die eine, bald die andere Art der 3 Zellelemente daraus entstehen könne. Einige Forscher verlegen sogar den Sitz dieser indifferenten Elemente in den Endfaden. Diese alte Auffassung wurde auch von den meisten folgenden Autoren mehr oder weniger akzeptiert [LEYDIG (40), LÉCAILLON (36), GROSS (17) und PAULCKE (44)].

Eine andere Ansicht bezüglich der Entstehung der 3 Zellelemente der Eiröhre vertreten: MEYER (43), WILL (57), SABATIER (50), PÉREZ (45), HENKING (23), DE BRUYNE (9) und HAECKER (19). Wenn auch alle noch den gemeinsamen Ursprung aus einem indifferenten Element, der Urgeschlechtszelle (Ooblast, Primordialei) bestätigen, so weichen sie doch sämtlich, was den eigentlichen Differentialvorgang betrifft, voneinander ab. Es handelt

sich bald um Endogenie mit oder ohne Zerstörung der Mutterzelle, bald um Knospung, bald um Amitosen, bald um mitotische Prozesse.

Noch andere Resultate erhielten Metschnikow und Richard Heymons. Diese beiden Autoren stellten nämlich fest, daß sich im Ovarium die Epithelzellen bereits differenziert vorfinden.

Metschnikow (41) konstatierte bereits im Jahre 1866 in seinen „Embryologischen Studien an Insekten", daß bei *Cecidomya* nicht alle Elemente den gleichen Ursprung haben. Die Eizellen und die Nährzellen allein entstehen aus den Polar- oder Geschlechtszellen, während die Epithelzellen aus andern kleinen Embryonalzellen des Mesoderms hervorgehen.

Heymons (29) beschreibt gleichfalls in seiner Arbeit über die „Embryonale Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L.", daß die Geschlechtszellen sehr früh an verschiedenen Stellen des Embryos entstehen und daß sich nachträglich einige Zellen der primitiven Segmente (Mesoderm) zwischen die Geschlechtszellen einnisten und zu Epithelzellen in der Geschlechtsanlage werden. Er stellt ferner fest, daß die beiden Arten von Zellen während der ganzen Entwicklung im Ovarium unterschieden werden können. Wir finden also in der Endkammer von *Blatta* die Geschlechtszellen und die Epithelzellen von vornherein getrennt, ohne daß man überhaupt von indifferenten Elementen sprechen könnte. Der Meinung Korschelt's gegenüber, die sich ausschließlich auf Untersuchung erwachsener Individuen gründet, haben die Resultate von Heymons und Metschnikow hohen Wert, zumal von diesen beiden Forschern, soweit mir bekannt, allein entwicklungsgeschichtliche Studien in dieser speziellen Frage vorliegen. Heymons (30) beweist in einer spätern Arbeit (1895) „über Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren" nochmals dasselbe Verhalten.

Wir dürfen also die Tatsache, daß in der Endkammer sich 2 verschiedene Zellarten, Geschlechtszellen und Epithelzellen, bereits differenziert vorfinden, als bewiesen betrachten. Daß diese Behauptung richtig ist, wird durch die Resultate Giardina's indirekt voll und ganz bestätigt. Die Frage endlich, wie die Geschlechtszellen zu Ei- und Nährzellen werden, ist von demselben italienischen Autor in einer hervorragenden Arbeit „Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus" (1904) zum größten

Teil gelöst. GIARDINA (13) zeigte, daß die Urgeschlechtszellen oder Oogonien sich zuerst mitotisch vermehren, um darauf die Nährzellen hervorzubringen und zwar durch einen Prozeß, wie er bis dahin im Tierreich noch nie beobachtet wurde. Es ist der interessante Vorgang der Differentialmitose.

Nach meinen eignen Beobachtungen kann ich die Befunde GIARDINA's im Großen und Ganzen bestätigen. Meine Untersuchungen, die sich nicht nur auf die großen Dytisciden, *Dytiscus marginalis* und *Dytiscus latissimus*, sondern auch auf kleinere Wasserkäfer, wie *Acilius*, *Colymbetes fuscus* und *Colymbetes notatus*, erstreckten, ergaben im wesentlichen die gleichen oder wenigstens sehr ähnliche Resultate.

Als Grundlage für die vorliegende Arbeit diente mir neben dem italienischen Autor besonders die Arbeit von WILL vom Jahre 1886 „Über die Entstehung des Eies bei Colymbetes fuscus L.". Unbegreiflicherweise wurde diese Arbeit, die, wie wir heute sehen, gerade in der Frage des Ursprungs der Eizelle und der Nährzellen der Wirklichkeit weitaus am nächsten kommt, von KORSCHELT (32) widerlegt und auch von den meisten folgenden Forschern gänzlich ad acta getan. So viel steht jedoch heute fest, daß WILL (57) der Einzige und der Erste war von allen ältern Autoren, der den Vorgang der Differenzierung der beiden Zellelemente in der Hauptsache richtig erkannt hat, wie auch von GIARDINA zugegeben wird. Ich werde später noch ausführlicher darauf zurückkommen. Heute kann ich sogar soweit gehen, zu behaupten, daß WILL auch zum erstenmal Caryokinesen in der Endkammer von *Dytiscus* beobachtet hat, wie aus einer mir gütigst überlassenen Zeichnung aus seinen frühern Untersuchungen vom Jahre 1886 deutlich hervorgeht (Fig. 1). Nach GIARDINA sind nämlich HENKING und DE BRUYNE die Ersten, welche mitotische Teilungen in der Endkammer nachgewiesen haben [HENKING (23) 1892, DE BRUYNE (9) 1899].

Nach meiner Überzeugung lag es lediglich an ungeeignetem Material oder auch zum Teil an der Unvollkommenheit der damaligen technischen Hilfsmittel, daß WILL und vielen andern Forschern der interessante Prozeß der Differentialmitose noch verborgen blieb. Wenn die Behauptung KORSCHELT's, daß während des ganzen postembryonalen und imaginalen Lebens eine kontinuierliche Eibildung statthabe, richtig wäre, dann wäre auch

sehr wahrscheinlich die Differentialmitose, wie sie von Giardina bei *Dytiscus* aufgefunden wurde, längst entdeckt worden.

Die ausführliche Literatur soll im Text der nun folgenden Abhandlung, über den Ursprung der Eizelle und der Nährzellen, entsprechend Erwähnung finden.

Meine ersten Untersuchungen stellte ich an im Februar und März 1908 an Ovarien von *Colymbetes fuscus*, dem kleinen Wasserkäfer, der in der hiesigen Gegend — Rostock und Warnemünde — viel häufiger vorkommt als die großen Dytisciden. Als Fixationsmittel kamen anfangs Sublimat, Sublimatessigsäure und Pikrinessigsäure zur Anwendung. Die 5 μ dicken Schnitte wurden teils mit Alaunkarmin, teils mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Aber die Resultate waren zuerst nicht besonders erfreulich. Denn abgesehen davon, daß die Konservierung bei der enormen Feinheit dieser Gewebe anfangs manche Schwierigkeiten machte, konnte ich um diese Jahreszeit nur vereinzelte Mitosen in der Endkammer nachweisen. Dagegen zeigten sich allerlei rätselhafte Erscheinungen, wie sie auch in frühern Arbeiten wiederholt abgebildet und beschrieben wurden. Ich richtete daher mein Hauptaugenmerk vorerst auf die mir von Herrn Prof. Will zum Studium dieser Frage überlassenen Präparate seiner frühern Untersuchungen. Hierbei konnte ich zwar mehrfach mitotische Prozesse in dem vordern Abschnitt der Endkammer konstatieren und manche andere interessante Beobachtung machen, auf die ich an anderer Stelle noch näher eingehen werde. Jedoch eine wirkliche Differentialmitose, wie ich sie bald darauf an eignen Präparaten sah, konnte ich damals nicht erkennen.

Frisches Material war also zur Lösung dieser Frage nötig. In den folgenden Monaten April und Mai kamen denn auch eine Menge großer und kleiner Dytisciden zur Untersuchung. Die Tiere wurden möglichst am gleichen Tage, an dem sie gefangen wurden, dekapitiert und die Ovarien schnell, jedoch mit der größten Sorgfalt herauspräpariert und sofort in die Konservierungsflüssigkeit gebracht. Ein vorheriges längeres Verweilen der Eiröhren in physiologischer Kochsalzlösung gab nämlich immer zur Schrumpfung der Gewebe Veranlassung. Als Konservierungsmittel verwendete ich jetzt Zenker'sche Flüssigkeit und zuletzt nach dem Beispiel Giardina's fast ausschließlich Platinosmiumessigsäure, das sog. Hermann'sche Gemisch. Später modifizierte ich auf den Rat von Herrn

Prof. WILL beide Gemische derart, daß ich den Essigsäurezusatz verringerte, da diese Säure ähnlich wie die Kochsalzlösung bei längerer Einwirkung leicht Schrumpfung der zarten Zellelemente herbeiführte. Auch zeigte es sich, daß ein Erhitzen des Fixationsmittels auf 60—70° C für eine gute Konservierung von Vorteil war. So erhielt ich denn brauchbare Präparate. Der Methode GIARDINA's, mit Safranin-Lichtgrün zu färben, ziehe ich eine Doppelfärbung mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin-Lichtgrün vor. Zur Kontrolle kamen noch andere Färbemethoden zur Verwendung, von denen ich besonders die mit Hämatoxylin-Eosin hervorheben will.

Da sich jedoch die Hämatoxylin-Lichtgrünfärbung, wie wir später sehen werden, für bestimmte Zwecke — die Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern — gut eignete, blieb ich bei dieser Methode. Die mit Indigo und Pflanzengrün entworfenen Zeichnungen geben ein naturgetreues Bild meiner Präparate.

A. Allgemeine Morphologie des Dytiscidenovariums.

Die Ovarien der Dytisciden sind, wie bei allen Insecten, paarige Organe, bestehend aus je einem Bündel mehrerer zarter Eiröhren, die im Abdomen gelegen sind. Jede Eiröhre ist für sich mittels eines feinen elastischen Fadens an der Seitenwand des Herzens befestigt und wird in ihrer ganzen Länge von einer zarten, durchsichtigen, anscheinend strukturlosen Tunica bekleidet, die dem Follikelepithel — von dem sie ausgeschieden wurde — direkt aufsitzt. Jedes Ovarienbündel wird nochmals von einem gemeinsamen, aus fettreichem Gewebe bestehenden Mantel umgeben, der in der Literatur als Syncytium bekannt ist.

Eine Eiröhre setzt sich zusammen aus dem Endfaden, der Endkammer und der eigentlichen Eiröhre oder Ovarialtube.

In der Eiröhre alternieren abwechselnd eine Eizelle mit einer bestimmten Anzahl von Nährzellen — Eifach und Nährfach — wobei die Eizelle stets nach der Geschlechtsöffnung hin vorangeht. Die Eizelle ist bedeutend größer als die Nährzellen und nimmt von einem gewissen Stadium ab den ganzen Querschnitt des Ovarialschlauches ein. Diese beiden Zellarten werden noch von andern kleinern Zellelementen umgeben, welche sowohl das Gerüstepithel der Nährzellen als das Follikelepithel der Eiröhre darstellen.

Auf die Morphologie des Endfadens und der Endkammer werde

ich im Folgenden im Zusammenhange mit der Bildung der Eizelle und der Nährzellen genauer eingehen.

Da nun, wie ich feststellen konnte, bei allen Dytisciden, die ich untersuchte, nämlich: *Dytiscus marginalis*, *Dytiscus latissimus*, *Acilius*, *Colymbetes fuscus* und *Colymbetes notatus* bezüglich der Oogenese fast die gleichen Verhältnisse vorliegen, werde ich mich in der folgenden Abhandlung auf die Beschreibung eines Dytisciden beschränken. Es ist dies *Colymbetes fuscus*, an dem ich die Differentialmitosen zum erstenmal beobachtete. Auffällige Abweichungen von *Dytiscus* werden in den einzelnen Kapiteln besondere Berücksichtigung finden. Wir werden sehen, daß gerade durch die Kombination der Beobachtungen an den Ovarien beider Species gewisse Fragen erst ins richtige Licht gerückt werden und wir so ein klares, einwandfreies Bild von dem eigentlichen Differentialvorgang erhalten.

a) Der Endfaden.

Der Endfaden, der von allen Autoren bis auf Giardina (13) als ein Syncytium beschrieben wurde [Korschelt (32) 1886, Leydig (40) 1888, Henking (23) 1892, de Bruyne (8) 1898], zeigt bei *Colymbetes* wie bei *Dytiscus* gewöhnliche Zellenstruktur. Die Endfadenzellen haben eine verlängerte Gestalt angenommen, und ihr Protoplasma weist fibrillären Habitus auf. Da diese Fibrillen des Plasmas, wie die Zellgrenzen, in der Längsachse des Filaments verlaufen, ist es oft schwierig, die letztern exakt nachzuweisen, und es bedarf einer sehr guten Konservierung und Färbung, um dieselben im obern Abschnitt des Fadens deutlich zu machen. Gegen die Endkammer hin gehen die Zellen aus der gestreckten allmählich in eine polyedrische Form über, bis sie zuletzt an der Vereinigungszelle mit der Kammer fast scheibenförmig werden (Fig. 1). Da an dieser Stelle das Protoplasma seine fibrilläre Struktur verliert, so sind hier die Zellgrenzen sehr deutlich zu erkennen, sogar am lebenden Objekt. Beim unmittelbaren Übergang in die Endkammer sehen wir bei *Dytiscus* die Endfadenzellen im Kreise um eine Zentralachse geordnet, die wir jedenfalls als Stütze der umgebenden Zellen aufzufassen haben (Fig. 2). Dieselbe färbt sich intensiv mit Heidenhain'schem Hämatoxylin. Bei starker Differenzierung der Hämatoxylinfärbung und andern Färbemethoden beobachtete ich jedoch, daß sie mehr für Plasmafarben empfänglich ist. Die kleinen Wasserkäfer *Acilius* und *Colymbetes* weichen hierin

von *Dytiscus* ab, indem bei ihnen eine solche Zentralachse fehlt. Fig. 2 zeigt einen Querschnitt des Endfadens in der Übergangsregion zur Endkammer von *Dytiscus*. Der Kern der Endfadenzellen ist klein und meist von ovaler Form. In dem blassen Nuclearnetze sind nur spärliche Chromatinkörnchen enthalten, von denen eines durch seine Größe und Tinktion besonders auffällt und als Kernkörperchen oder Nucleolus gedeutet werden muß.

Aus der Gleichheit der Kernstruktur und dem stufenweisen Übergang der Endfadenzellen von einer Form in die andere geht hervor, daß es sich ursprünglich um gleichartige Zellen handelt. Ihre Kerne zeigen das gleiche Aussehen wie die nachher zu besprechenden Epithelzellkerne der Endkammer und die Follikelepithelzellen der Eiröhre, was ebenfalls auf einen gemeinsamen Ursprung hindeutet. Der Endfaden stellt also, seiner Funktion als Aufhängeapparat entsprechend, ein selbständiges, wohlgeformtes Organ dar, das in der Folge keine Veränderung erleidet und auch in keiner Beziehung steht zur Bildung der Eizelle und der Nährzellen.

b) Die Endkammer.

Die histologische Beschaffenheit der Endkammer ist je nachdem, ob wir noch reife Eier im Ovarium finden oder nicht, ob wir es mit Sommer- oder Winterovarien zu tun haben, wesentlich verschieden. Ich werde später noch ausführlich auf diese Erscheinungen zurückkommen. Soviel möchte ich jedoch hier schon vorausschicken, daß es nicht in jeder Jahreszeit möglich ist, normale Endkammern zu bekommen, die zur Lösung der Frage der Entstehung der Eizelle und der Nährzellen allein ein klares Bild liefern können.

Die Bildungsstätte dieser beiden Zellelemente ist also die Endkammer. Sie wird auch schon von den meisten Forschern als solche anerkannt und als sog. Keimkammer in der Literatur beschrieben. Wie jedoch die Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen im Insectenovarium vor sich geht, darüber sind die Ansichten auch heute noch sehr geteilt. Die alte Auffassung, die ich in der Einleitung bereits erörtert habe, wurde von Korschelt neu begründet und von fast allen folgenden Autoren akzeptiert; ja sogar in Arbeiten neuern Datums finden wir diese Ansicht noch vertreten. Jene indifferenten Elemente aber, aus denen Korschelt die 3 Zelltypen hervorgehen läßt, gibt es in der Endkammer überhaupt nicht, sondern

wir unterscheiden hier exakt Geschlechtszellen und Epithelzellen. Beide Zellarten sind, wie entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen ist, längst differenziert und daher beim erwachsenen Individuum von vornherein histologisch wesentlich verschieden. Ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden Zellelementen besteht also nicht.

Da wo der Endfaden in die Endkammer übergeht, finden wir also 2 Arten von Zellen: die Urgeschlechtszellen oder Oogonien und die Epithelzellen. Die letztern sind klein und scheinen, nach dem Aussehen ihrer Kerne zu schließen, von derselben Art zu sein wie die Endfadenzellen, zumal wir von dem Filament bis in die Endkammer hinein alle Übergangsformen finden. Diese Epithelzellen umkleiden nicht nur die ganze Endkammer, sondern sie sind auch, wie wir an Schnitten erkennen, zwischen die andern größern Zellen, die Oogonien, eingestreut. Zuweilen bekommt man, besonders auf dickern Schnitten, Bilder, als ob Epithelzellkerne im Plasma der Oogonien lägen. Dieser Umstand veranlaßte jedenfalls Will (57), die Epithelzellen früher als durch Knospung des Oogonienkerns entstanden aufzufassen. In Wirklichkeit umkleiden die Epithelzellen die Oogonien und bilden so quasi ein Netz, in dem die letztern zerstreut liegen.

Die Oogonien sind aber stets größer als die Epithelzellen und meist von runder oder polyedrischer Gestalt. Ihr Kern ist im Verhältnis zum Cytoplasma sehr groß und reich an chromatischen Elementen. Einen Nucleolus, wie wir ihn im Epithelzellkern fanden, habe ich nicht nachweisen können.

Vereinigen wir zum Schlusse die Resultate der embryologischen Forschungen von Metschnikow und Heymons mit diesen histologischen Befunden, so glaube ich, daß damit wohl jeder Zweifel über den verschiedenen Ursprung der beiden Zellarten behoben ist. Korschelt nennt die Oogonien Keimzellen, und nach ihm werden einige Nährzellen, andere Eizellen. In der Tat gehen jedoch aus der Oogonie beide Zellelemente hervor, wie dies bereits vor mehr als 20 Jahren von Will zum erstenmal richtig festgestellt wurde.

c) Multiplikationsteilungen der Oogonien und die Entstehung des Spindelrestes.

Die Oogonien wachsen, nicht um sofort Eizellen zu werden, sondern um sich mitotisch zu teilen, gerade so wie wir es bei gewöhnlichen Gewebezellen beobachten (Fig. 3). Zwei- vielleicht

auch dreimal wiederholt sich dieser einfache caryokinetische Prozeß, so daß wir im vordern Abschnitt der Endkammer mehrere Oogoniengenerationen unterscheiden können, wobei allerdings als Erkennungsmittel, neben den Lagebeziehungen in der Kammer, lediglich ihre verschiedene Größe maßgebend ist. Wir konstatieren nämlich auf Längsschnitten durch die Endkammer vom Endfaden ab nach der Eiröhre hin ein ständiges Wachstum der Oogonien.

Sobald sich eine Oogonie zur Teilung anschickt, treten im Kerngerüst zuerst würfelförmige chromatische Elemente auf. Allmählich erfolgt jedoch eine für die Dytisciden charakteristische Ausbildung der Chromosomen. Wir beobachteten, wie diese beim Herabtreten und Ordnen in die Äquatorialebene sich in kleine Henkel umbilden, so daß jedes Chromosoma, von der Stirne gesehen, wie 2 Körnchen erscheint. In der Äquatorialplatte zeigen sich also von der Seite immer eine Reihe Körnchen nebeneinander, und wir sehen bei der Spaltung der Chromosomen die Tochterelemente eine Zeitlang sog. Pseudotetraden bilden. Diese sind jedoch nicht zu verwechseln mit den echten Tetraden bei der Richtungskörperbildung, wobei bekanntlich jedes Chromosoma eine zweimalige Längsteilung erfährt, oder mit jenen Vierergruppen, wie wir sie später im Nährzellkern als Vervielfältigungsmodus der chromatischen Elemente antreffen. Besonders schön habe ich zuweilen solche Bilder von Pseudotetraden während der spätern Differentialmitosen im Stadium der Metaphase beobachten können (s. Fig. 23).

Die Anzahl der Chromosomen ist bei den einzelnen *Dytiscus*-Arten verschieden groß. Die Zahlen bewegen sich zwischen 35 und 40. Für *Dytiscus* hat Giardina bereits 38—40 Chromosomen angegeben: bei *Colymbetes fuscus* fand ich etwa 35—37. In Anbetracht dieser Menge und der gebogenen Form der Chromosomen ist es nicht leicht, eine genaue Zahl festzustellen, zumal wenn man bedenkt, daß die chromatischen Elemente in der Äquatorialplatte meist derart gelagert sind, daß sie sich, vom Pol aus gesehen, teilweise kreuzen und überdecken. Sicher ist jedoch, daß die Chromosomenzahl für jede Species eine konstante ist und daß die kleine Differenz nur auf Beobachtungsfehler zurückzuführen ist. Die Figg. 6a u. b stellen 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Oogonie von *Colymbetes* in Metaphase dar, wobei die Äquatorialplatte schräg getroffen wurde. Die Henkelform der Chromosomen kommt darin deutlich zum Ausdruck. Wenn wir die Figg. 3 u. 6 und ebenso Fig. 4 u. 5 miteinander vergleichen, fällt sofort der Größenunterschied des Zellumfanges

und der Chromosomen in die Augen. Wir haben es offenbar mit 2 verschiedenen Oogoniengenerationen zu tun. Bei der Färbung mit Heidenhain'schem Hämatoxylin sind bei allen mitotischen Vorgängen in der Endkammer an den Spindelpolen sehr deutlich die beiden Centrosomen zu erkennen. Im Stadium der Anaphase verschwinden diese Centrosomen wieder, ob im Cytoplasma oder in dem sich neu bildenden Kern, ließ sich nicht feststellen.

Von besondern Interesse bei den Multiplikationsmitosen ist die Bildung eines spezifisch plasmatischen Körpers aus der Kernspindel. Nach Giardina bildet sich dieser Körper erst bei der letzten Multiplikationsteilung, eine Ansicht, die ich nach meinen Beobachtungen nicht ganz akzeptieren kann.

Wir sehen nämlich, wie schon bei der 1. Teilung der indifferenten Oogonie sich dieser Körper, wenn auch noch in ganz unansehnlicher Weise, ausbildet. Fig. 4, welche das Endstadium einer Mitose darstellt, zeigt diese Verhältnisse bei einer ganz jungen Oogonie, die im obersten Abschnitt der Endkammer gelegen ist. Vor der Durchschnürung der beiden Tochterzellen bemerken wir, wie sich die Spindelfäden, welche die beiden Tochterkerne noch verbinden, im Äquator allmählich verengern und schließlich 2 Kegel bilden, deren Spitzen sich in der Teilungsebene noch berühren. Die Spindelfäden markieren in diesem Stadium das Bild einer Sanduhr. Das zwischen ihnen gelegene Plasma verschmilzt mit den Fäden zu einem einheitlichen, gleichmäßigen Körper, den wir im Folgenden als Spindelrest bezeichnen wollen.

Die Figg. 4 u. 5 zeigen die erwähnte Sanduhrform der Spindel zwischen 2 Tochteroogonien bei *Colymbetes*. In der Fig. 5 handelt es sich bestimmt um eine 2. Teilungsgeneration, da einmal der bereits vorhandene Spindelrest nur durch eine vorhergegangene Mitose zu erklären ist und andrerseits die Tochterzellen bedeutend größer sind als die in Fig. 4. Während der letzten Multiplikationsteilung tritt die Erscheinung der Spindelrestbildung sehr viel deutlicher zutage als bei den vorhergegangenen Mitosen. Die Umwandlung der Spindelfäden erfolgt jedesmal vom Äquator der erwähnten Sanduhrfigur nach den beiden Enden hin (Fig. 7). Schließlich zerreißt die Brücke, welche die beiden Tochteroogonien noch verbunden hatte, und wir haben in jeder Teilhälfte einen selbständigen Körper. An der Peripherie des Spindelrestes, der sich mit Plasmafarben intensiv färbt, erkennen wir häufig noch die cytoplasmatische Strahlung, die auf seinen Ursprung aus der Kernspindel

hindeutet (Fig. 7 u. 11). Fast regelmäßig beobachten wir an Schnitten Gruppen von 2 oder 4 Oogonien, die noch von der letzten Teilung her mit ihren Spindelresten in Zusammenhang stehen. Fig. 7, 8 u. 9 stellen solche Stadien dar. Die Gruppe von 4 Oogonien zeigt uns durch die Lage der Spindelreste an, daß sie sehr wahrscheinlich durch eine zweimalige Teilung einer einzigen Oogonie entstanden ist. So finden wir in der Endkammer alle möglichen Stadien und Übergangsformen von der einfachen äquatorialen Verdichtung und Verschmelzung der Spindelfäden bis zum vollständig ausgebildeten selbständigen Spindelrest. Dieser Restkörper, der sich also bei jeder neuen Mitose auf Kosten der äquatorialen Kernspindel vergrößert, erhält nach der letzten Multiplikationsteilung eine bestimmte Position in der Oogonie, welche durch die letzte Teilungsebene festgelegt ist. Während der nun folgenden Differentialmitosen wird seine Lage nicht mehr verändert.

Die Oogonien der letzten Vermehrungsperiode unterscheiden sich schon wesentlich von den jüngern Generationen. Einmal sind sie an Umfang ganz beträchtlich größer, und zweitens sind sie durch den charakteristischen Spindelrest ausgezeichnet. Eine neue Erscheinung im Cytoplasma tritt noch hinzu. Es bilden sich nämlich in der Nähe des Oogonienkerns häufig 1 oder 2 Vacuolen aus, deren Bedeutung jedoch unklar ist (Fig. 9 u. 10).

B. **Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen.**

a) Differenzierung der chromatischen Elemente im Oogonienkern.

Im Oogonienkern beginnt nun eine eigentümliche Sonderung der chromatischen Elemente in zwei verschiedene Bereiche. Hierbei zeigt sich ein interessanter Unterschied zwischen *Dytiscus* und *Colymbetes*, der für das richtige Verständnis dieses Vorganges von hoher Bedeutung ist.

Sonderbarerweise geht Giardina bei seiner Beschreibung von *Dytiscus* auf diesen für das Wesen der Differentialmitosen so wichtigen Prozeß nicht näher ein. Er konstatiert nur die Sonderung in die beiden typischen Chromatinbezirke im Oogonienkern. Die eine Kernhälfte besteht aus einem sehr feinkörnigen Material, während die andere Hälfte größere Chromatinkörner aufweist, welche sich später in die Chromosomen der Äquatorialplatte umwandeln. Giardina

macht dabei die interessante Beobachtung, daß die Anzahl der Chromosomen, welche in die Kernspindel eintreten, genau die gleiche bleibt wie bei den frühern Multiplikationsmitosen, obwohl etwa die Hälfte der chromatischen Elemente des Kerns nicht am Aufbau der Äquatorialplatte partizipiert. Giardina glaubt, mit dieser Tatsache die von Boveri aufgestellte Theorie von der Individualität der Chromosomen widerlegen zu können. Wir werden später sehen, daß der Einwand Giardina's hinfällig ist und daß die Individualitätstheorie trotz dieser eigentümlichen Erscheinung auch bei den Dytisciden aufrecht erhalten werden muß.

Dytiscus.

Betrachten wir zuerst den Differentialvorgang bei *Dytiscus*. Das Chromatin, das im ruhenden Oogonienkern gleichmäßig im Liningerüst verteilt ist, tritt allmählich an einzelnen Stellen zu größern Körnchen zusammen, wie wenn eine gewöhnliche Mitose beginnen wollte. Aber eigentümlicherweise wird nicht alles Chromatin zum Aufbau der typischen Chromosomen verbraucht, sondern etwa die Hälfte der chromatischen Substanz nimmt die Gestalt von ganz feinen Körnchen an, die sich nach und nach in der einen Kernhälfte ansammeln. Zuerst nehmen diese Granula, die ursprünglich im ganzen Nuclearnetz zerstreut liegen, an der Kernperipherie an Menge zu und treten so deutlich hervor. Fig. 9, 10 u. 20a stellen solche Stadien der Chromatindifferenzierung im Oogonienkern von *Dytiscus* dar. Im weitern Verlauf zeigt sich jedoch, daß die Körnchenmasse die eine Kernhälfte bevorzugt und nach und nach die Gestalt einer Sichel oder eines Halbmondes annimmt (s. Fig. 11 u. 12). In diesem Stadium hebt sich die chromatische Masse durch ihre intensive Färbung, die hauptsächlich durch die dichtgedrängte Lage der Körnchen bedingt ist, deutlich von der andern hellen Kernzone ab. Wir erkennen noch, wie eine feine Granulaschicht die gesamte Kernperipherie umzieht und kontinuierlich in den Halbmond übergeht. Dieser Vorgang erfolgt gleichzeitig mit der Sonderung und Ausbildung der typischen Chromosomen. Die erwähnten größern chromatischen Elemente rücken in die andere Kernhälfte zusammen. Am Ende der Differenzierung hat man, in Anbetracht der eigentümlichen Form der Körnchenzone, oft den Eindruck, als ob im Oogonienkern sich ein neuer Nucleus mit den eigentlichen Chromosomen gebildet hätte. Aus den chromatischen Elementen dieses gesonderten

kleinen Kerns bilden sich die Chromosomen, die schließlich wieder die Henkelform annehmen und die Äquatorialplatte aufbauen.

Wenn wir die eben beschriebenen Vorgänge betrachten, drängt sich uns die Frage auf: Woher kommt diese Überproduktion chromatischer Substanz, insbesondere die chromatische Körnchenmasse? Ich habe bereits vorher erwähnt, daß die Körnchen anfangs, wie die eigentlichen Chromosomen, gleichmäßig im ganzen Kerngerüst zerstreut liegen und nicht besonders auffallen. Am Ende der Differenzierung finden wir aber eine derartige Menge von körnigem Material in dem chromatischen Halbmond vereinigt, daß wir unbedingt eine Vermehrung desselben während der Differentialperiode annehmen müssen.

Fassen wir einmal Fig. 10, die bei stärkster Vergrößerung entworfen wurde, näher ins Auge! Die eigentlichen Chromosomen haben noch ihre ursprüngliche kubische Form und sind im ganzen Kern zerstreut. Wenn man die einzelnen Chromosomen, welche in der hellen Zone liegen, aufmerksam beobachtet, zeigt sich ihre Peripherie von feinsten Körnchen umlagert, so daß man glauben möchte, daß dieselben von den Chromosomen abgegeben werden. Man könnte hier einwenden, daß diese Granula ebensogut zum Aufbau der Chromosomen dienen könnten, allein diese Ansicht erscheint insofern unwahrscheinlich, als eben die Zahl der Körnchen ständig zunimmt, während sich die eigentlichen Chromosomen nicht vergrößern, sondern nur die Henkelform annehmen. Dieser Befund kann meiner Überzeugung nach nur so gedeutet werden, daß BOVERI recht hat, wenn er in seiner Arbeit „Ergebnisse über die Constitution der chromatischen Elemente des Zellkerns" vermutet, daß bei *Dytiscus* jedes Chromosoma einen Teil seiner chromatischen Substanz zur Bildung der chromatischen Sichel resp. des Ringes abgibt, so daß der ganze Prozeß sich als ein Diminutionsvorgang abspielen würde. In Anbetracht der Wichtigkeit dieser Frage für die Individualitätstheorie der Chromosomen, werde ich mich an anderer Stelle noch eingehender hierüber verbreiten.

Colymbetes.

Wesentlich erleuchtet wird dieser Prozeß der Chromatindifferenzierung durch den Vorgang, wie er sich bei *Colymbetes* abspielt.

Betrachten wir zunächst die im Anfang des Differenzierungsprozesses stehende Fig. 13, so fallen uns im Oogonienkern einzelne

Körnchen durch ihre Größe und tiefschwarze Tinktion besonders auf; diese werden später zu Chromosomen. Wie bei *Dytiscus* (Fig. 9) treffen wir auch bei *Colymbetes* zwischen diesen größern echten Chromosomen zahlreiche andere chromatische Elemente im Liningerüst verteilt, die wie bei *Dytiscus* kleiner sind als die erstern, dann aber bei *Colymbetes* die wichtige Besonderheit zeigen, daß sie in der Färbung von jenen abweichen und mehr für Plasmafarben als für Kernfarben empfänglich sind. In diesem Stadium sind jedenfalls genau wie bei *Dytiscus* Chromosomen und chromatische Elemente durchaus gleichmäßig im Kernraum verteilt. Auch hier zeugt der weitere Verlauf für die Ansicht, daß die kleinen Elemente nicht etwa zum Aufbau der Chromosomen dienen, sondern nur als Zerfallsprodukte von Chromosomen aufgefaßt werden können. Wenn ich auch bei *Colymbetes* nicht die kleinen Körnchen wie bei *Dytiscus* (Fig. 10) kranzförmig die Chromosomen umgeben sah, so scheint mir doch die anfangs durch den ganzen Kern diffus verbreitete Anordnung der erstern sowie ihre spätere Abwanderung zum einseitig gelegenen chromatischen Halbmond mehr dafür zu sprechen, daß sie aus einer Substanzabgabe aller einzelnen Chromosomen resultieren denn aus einem gänzlichen Zerfall einzelner. So scheinen mir wenigstens die tatsächlichen Befunde nichts zu enthalten, was der Annahme eines Diminutionsvorganges widerspräche. Im Verlauf der weitern Differenzierung hört jedenfalls wie bei *Dytiscus* die gleichmäßige Verteilung der beiderlei Chromatinelemente auf, indem sich die schwarzen Körnchen in die eine, die grünen in die andere Kernhälfte zurückziehen, um so den chromatischen Halbmond entstehen zu lassen, der also hier, im Gegensatz zu *Dytiscus*, sich tinktorisch anders verhält als die eigentlichen Chromosomen (Fig. 18). Bei der Doppelfärbung Hämatoxylin-Lichtgrün färbt sich die Körnchenmasse nicht intensiv schwarz wie die Chromosomen, sondern dunkelgrün. Zuweilen zeigen die Granula auch einen leichten Anflug ins Bläuliche (Fig. 19). Es weist diese Färbungsverschiedenheit darauf hin, daß der morphologische Vorgang von chemischen Prozessen begleitet ist.

Diese Sonderung der beiderlei Chromatinbezirke wird sehr klar durch die Figg. 14—17 illustriert. Wir erkennen an denselben, daß sich das Liningerüst noch als ein einheitliches Ganze durch den gesamten Kern verbreitet, und ersehen aus der Anordnung der Körnchen und Chromosomen, daß sich die Lininfäden der einen Kernhälfte direkt in die andere fortsetzen. Bei Betrachtung der

Figuren erhalten wir den Eindruck, als ob der Kernsaft im Bereich der differenzierten Körnchen sich mit Plasmafarbe tingiert hätte. Wir unterscheiden eine grüngefärbte und eine helle, ungefärbte Kernzone. Der grüne Grundton der einen Hälfte kommt aber vorzugsweise durch die dicht übereinanderliegenden dunkelgrünen Körnchen zustande, zum Teil möglicherweise auch dadurch, daß sich die letztern teilweise im Kernsaft aufgelöst haben. Die chromatischen Bestandteile des Kerns sind in diesem Stadium nicht mehr gleichmäßig im ganzen Liningerüst verteilt, indem sämtliche echten Chromosomen sich auf die eine, die differenzierten Körnchen auf die andere Kernhälfte verteilt haben (Fig. 14, 15). Wenn man in Fig. 16 u. 17 zwischen den grünen Körnchen der differenzierten Kernhälfte dennoch eine Anzahl tiefschwarz gefärbter Körner bemerkt, so dürfte es am wahrscheinlichsten sein, daß es sich um Chromosomen handelt, die ihre Lageveränderung noch nicht vollzogen haben; doch ließe sich auch die Ansicht verteidigen, daß die schwarzen Körnchen der grünen Kernhälfte ebenfalls durch Diminution abgestoßene Chromatinprodukte sind, bei denen die chemische Umwandlung noch nicht vollzogen oder wenigstens im Rückstand ist. Wie dem auch sei, jedenfalls haben wir nach Ablauf der Differenzierung wieder die beiden charakteristischen Chromatinbezirke im Oogonienkern, in der einen Hälfte die typischen Chromosomen, in der andern eine granulierte Masse, die aber im Gegensatz zu *Dytiscus* hier eine veränderte Färbung aufweist. Wenn es demnach sicher ist, daß in der Oogonie von *Colymbetes* die eine Hälfte des Chromatins sich auch chemisch verändert hat, so ist kaum anzunehmen, daß in der Oogonie von *Dytiscus* der Differenzierungsprozeß ohne Begleitung chemischer Vorgänge verläuft, obwohl hier die Veränderung in der färberischen Reaktion des differenzierten Chromatins unterbleibt. Übrigens ist sie ja auch bei *Colymbetes* nur vorübergehender Natur, indem die Grünfärbung des chromatischen Halbmondes bei Anwendung der Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Lichtgrün nur bis gegen Ende der 1. Differenzialteilung konstatiert wird, während in allen spätern Stadien die Substanz des zur Ringmasse umgewandelten Halbmondes wieder den Hämatoxylinfarbstoff bevorzugt (Fig. 21, 28, 29 und folgende). So sind die Veränderungen in der Farbreaktion wohl sichere Anzeichen von gleichzeitig mit den morphologischen Vorgängen einhergehenden chemischen Prozessen, ohne daß man umgekehrt aus dem Unterbleiben der Farbreaktion auf das Fehlen der chemischen Veränderung schließen könnte.

Noch ein Punkt ist gegenüber den Verhältnissen von *Dytiscus* für *Colymbetes* charakteristisch. Er betrifft das Größenverhältnis der Granula des differenzierten Chromatins zu den echten Chromosomen. Obwohl die erstern nun bei *Colymbetes* ebenso wie bei *Dytiscus* bei ihrer Entstehung wesentlich kleiner sind als die letztern (Fig. 8 u. 13), schwellen sie bei *Colymbetes* (Fig. 14—16) im Gegensatz zu *Dytiscus* sehr bald an, so daß sie vorübergehend die Größe der Chromosomen erreichen. Ob diese Größenzunahme durch Wachstum oder durch Quellung infolge von Flüssigkeitsaufnahme erfolgt, bleibe unentschieden. Erst später (Fig. 17—19) wird die Größenübereinstimmung dadurch wieder aufgehoben, daß die Chromosomen infolge eignen Wachstums wiederum an Größe vorauseilen.

In Fig. 17 erkennen wir im Plasma der Oogonie bereits 2 Polstrahlungen, obwohl die Chromatindifferenzierung im Kern nicht beendet ist. Diese Erscheinung ist mir wiederholt aufgefallen. Die verschiedenen Größendurchmesser der Oogonien, sowohl was Plasma als Kern betrifft, sind durch die jeweilige Schnittrichtung bedingt.

b) Differentialmitosen.

Nachdem sich also das Chromatin des Oogonienkerns in die beiden erwähnten Bereiche gesondert hat, beginnt die 1. Differentialmitose und damit zugleich der Prozeß der Nährzellenbildung.

In der Oogonie verschwindet allmählich mit dem Auftreten der beiden Polstrahlungen die Kernmembran, und die Chromosomen ordnen sich zur Äquatorialplatte. Der chromatische Halbmond kontrahiert sich und verliert mehr und mehr seine granulierte Beschaffenheit. Es entsteht daraus eine anscheinend homogene Masse, in der wir jedoch bei starker Vergrößerung noch deutlich die einzelnen Körnchen erkennen können. Durch die Kontraktion des körnigen Materials tritt an ihrer ganzen Peripherie eine helle Zone auf, die wir in Fig. 20b, welche den Beginn einer 1. Differentialmitose zeigt, deutlich erkennen. Da das Cytoplasma sich nicht direkt an die Chromatinmasse anlegt, müssen wir annehmen, daß diese Vacuole mit einer besondern Flüssigkeit erfüllt ist, über deren Zusammensetzung wir allerdings nichts Näheres aussagen können. Vielleicht steht sie auch in irgendeiner Beziehung zu der Vacuole, welche wir sehr häufig vor dem Schwinden der Kernmembran im Plasma der Oogonie finden, eine Erscheinung, auf die ich bereits früher aufmerksam gemacht habe.

Während sich nun die Kernspindel und mit ihr die Äquatorialplatte ausbildet, legt sich die chromatische Masse als ununterbrochener Ring so in den Äquator der Zelle, daß er die Spindel samt Äquatorialplatte einschließt wie der Saturnring seinen Planeten. In diesem Stadium der Metaphase haben wir folgendes interessante und charakteristische Bild: Die Kernspindel mit Centrosomen und Äquatorialplatte einerseits, den chromatischen Ring und Spindelrest andrerseits. In Fig. 21 ist der Ring quer getroffen; der Spindelrest befindet sich über dem einen Pol. Fig. 22 zeigt den kontinuierlichen Chromatinring vom Pol aus gesehen.

Der Spindelrest ist, wie aus Fig. 21 ersichtlich, stets dem einen der beiden Pole genähert, und bei der Teilung geht der chromatische Ring immer in diejenige Tochterzelle, welche diesen Plasmakörper enthält. Da immer 2 Oogonien, nämlich die der letzten Multiplikationsteilung, die eben beschriebenen Umwandlungen gleichzeitig durchmachen, so finden wir auf Schnitten fast regelmäßig 2 Oogonien nebeneinander in demselben Stadium (Fig. 24, 26, 28).

Bezüglich der Wanderung des Chromatinringes in die eine Tochterzelle ist bei *Dytiscus* und *Colymbetes* ein wenn auch unwesentlicher Unterschied zu bemerken. Bei *Dytiscus* überschreitet nämlich der chromatische Ring, häufig schon bevor die Äquatorialplatte gespalten wird, den einen Pol. Fig. 23, welche dieses Verhalten bei *Dytiscus* zeigt, entspricht der Fig. 21 bei *Colymbetes*. In einer gewissen Entfernung vom Pol wird der Ring enger, kompakter und verwandelt sich in eine kugel- oder halbkugelförmige Masse, die von der bereits erwähnten Vacuole umgeben ist. Da diese Vacuole konstant auftritt, glaube ich, in diesem Falle ein Kunstprodukt durch Schrumpfung oder Kontraktion der Ringmasse durch die Reagentien ausschließen zu dürfen. Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß sie eine spezifische Flüssigkeit enthält, die freilich am konservierten Material nicht nachzuweisen ist. Möglicherweise besteht zwischen Vacuoleninhalt und Spindelrest irgendein kausaler Zusammenhang, sei er chemischer oder physikalischer Natur, da die Vacuole mit dem chromatischen Ring stets in die Tochterzelle eintritt, welche den Spindelrest besitzt. Am Ende der Differentialmitose umgibt die Vacuole nicht nur die chromatische Masse, sondern auch den Teilungskern, und schließlich bildet sich wieder um beide Teile eine Kernmembran, die anscheinend mit der Vacuolenwand identisch ist. Somit dürften wir viel-

leicht vermuten, daß der Vacuoleninhalt Kernsaft ist oder wenigstens aus dem Caryoplasma hervorgegangen ist.

Bei *Colymbetes fuscus* liegt der Ring bei fertiger Spindel stets in der Ebene der Kernplatte, und wenn er beim Fortschritt der Teilung allmählich dem einen Pol zurückt, so habe ich doch ein Überschreiten des Pols durch den chromatischen Ring nicht beobachtet. Meist sehen wir den Ring auf gleicher Höhe mit dem Teilungskern in die Tochterzelle eintreten, oder es sind nur geringe Abweichungen vorhanden (Fig. 26, 27, 28).

Die differente Färbung der beiden chromatischen Zonen im Oogonienkern von *Colymbetes* erhält sich meist während der ganzen 1. Differentialmitose. Der Ring zeigt hierbei die gleiche Färbung wie die differenzierte halbmondförmige Masse im Oogonienkern. Aber gegen Ende der 1. Differentialteilung nimmt auch diese Ringmasse typische Chromatinfarbe an, so daß während der nun folgenden Differentialmitosen kein besonderer Unterschied zwischen *Dytiscus* und *Colymbetes* zu bemerken wäre. Die Figg. 24—28 zeigen den Verlauf der 1. Differentialmitose bei *Colymbetes*. In Fig. 24 sehen wir 2 Oogonien mit ihren Spindelresten noch im Zusammenhang im Stadium der Metaphase. Fig. 25 stellt einen schrägen Schnitt durch ein gleiches Stadium dar. Diese beiden Abbildungen lassen sehr deutlich das körnige Material des Chromatinringes erkennen, während in den folgenden Figuren eine mehr homogene Beschaffenheit desselben zutage tritt.

Giardina behauptet, daß bei *Dytiscus* während der 1. Differentialteilung der Spindelrest in die Äquatorialebene herabtrete, um sich in der Teilungsebene mit der neuen Kernspindel zu vereinigen. Diese Ansicht glaube ich nach meinen Beobachtungen verneinen zu dürfen. Die Lage der Spindelreste in den Figg. 26—28 beweisen deutlich ein gegenteiliges Verhalten. Wir erkennen, daß hier im Stadium der Anaphase der Spindelrest seine ursprüngliche Position noch beibehalten hat.

Durch die 1. Differentialmitose werden gleichfalls wie bei den frühern Teilungen der indifferenten Oogonien in der Äquatorialebene auf Kosten der Spindelfäden neue Plasmakörper gebildet, die später mit dem alten Spindelrest verschmelzen. Es tritt nämlich nachträglich eine eigentümliche lokale Umordnung der beiden Tochterelemente ein, wodurch auch die Plasmakörper mit dem Hauptspindelrest vereinigt werden. Wenn Giardina recht hätte, daß der alte Spindelrest seinen Platz verläßt, um in die Teilungs-

ebene zu treten, würde zwar die Bilateralität der Oogonie nicht geändert, wohl aber ihre Polarität, die durch die letzte Multiplikationsteilung ein für allemal festgelegt ist. Die Lage des Spindelrestes ist also in der indifferenten Oogonie bereits fixiert und damit zugleich die Polarität des spätern Eies und Embryos bestimmt. Wie wir später sehen werden, ist bei den weitern Differentialteilungen ein anderer Modus als der der Umordnung der Tochterzellen überhaupt nicht möglich.

Aus der 1. Differentialmitose gehen also 2 Zellen hervor, von denen die eine mehr als das Doppelte der chromatischen Substanz enthält wie die andere. Im gleichen Verhältnis zum Chromatin teilt sich aber auch die Plasmamenge, so daß zwei ungleich große Teilhälften (Fig. 27, 28) entstehen. Die kleinere ist die 1. typische Nährzelle, die größere, welcher bei der Teilung der chromatische Ring zufällt, ist die Oogonie, die später zur Oocyte wird. Wir können also, trotz der Mitose bei der Kernteilung, die zur Erzeugung der Nährzellen führenden Vermehrungsvorgänge im vollen Sinne als einen Knospungsprozeß ansprechen. Da vollends, wie wir bald sehen werden, überhaupt keine vollständige Durchteilung der Tochterelemente erfolgt, ist die Bezeichnung Knospung durchaus berechtigt. Wenn wir an diesen Gesichtspunkten festhalten, müssen wir zugeben, daß Will in seiner frühern Beschreibung der Oogenese bei *Colymbetes* (1886) auch heute noch in der Hauptsache recht behält.

Betrachten wir endlich nochmals die beiden chromatischen Elemente der Oogonie am Ende der 1. Differentialmitose. Es erfolgt zunächst eine Berührung des Teilungskerns mit der chromatischen Masse. Die letztere hat eine mehr homogene Beschaffenheit angenommen und ist manchmal von Vacuolen durchsetzt. Sie schmiegt sich erst in Gestalt einer Kappe dem Tochterkern an, um schließlich wieder in die Halbmondform überzugehen. Nachdem sich nun um beide Teile eine neue Kernmembran gebildet hat, zeigt die Oogonie normalerweise wieder die charakteristische Sonderung in die beiden Chromatinbereiche, wobei die chromatische Masse häufig Vacuolen aufweist. (Siehe Giardina's figg. 18—20, die so sehr den Verhältnissen bei *Colymbetes* gleichen, daß deswegen besondere Abbildungen überflüssig werden.)

Hier und da konnte ich sogar beobachten, daß nach Ablauf einer Differentialmitose sich in der ruhenden Oogonie beide chromatischen Bestandteile des Kerns überhaupt nicht berührten (Giardina,

fig. 32). Solche Bilder konnten natürlich leicht eine richtige Kernknospung vortäuschen. Wir werden später sehen, daß ähnliche abnorme Erscheinungen zu gewissen Zeiten fast regelmäßig in den Ovarien der Dytisciden anzutreffen sind.

Die aus der 1. Differentialteilung hervorgegangene Oogonie und Nährzelle sind aber keine vollständig getrennten Zellelemente, sondern beide bleiben an einer Stelle, welche durch die Lage des Spindelrestes gekennzeichnet ist, im Zusammenhang. Auf diese cytoplasmatische Verbindung, welche die erste der später so wichtigen Kommunikationen zwischen Ei- und Nährzellen bildet, werde ich bei der Beschreibung der Rosette genauer eingehen. Da die nun folgenden Differentialmitosen für *Dysticus* von Giardina bereits eingehend beschrieben und durch Figuren erläutert sind und ich im wesentlichen die gleichen Bilder erhalten habe, beschränke ich mich darauf, im Folgenden bezüglich der Nährzellbildung nur die Befunde bei *Colymbetes fuscus* zu beschreiben.

Die Oogonie und mit ihr die zugehörige Nährzelle beginnen nun gleichzeitig von neuem den mitotischen Prozeß. Im Oogonienkern wiederholen sich genau dieselben Vorgänge wie bei der 1. Differentialmitose. Die beiden Chromatinbezirke sind also bereits differenziert. Aus dem Chromatinnetz der einen Kernhälfte bildet sich sofort die typische Äquatorialplatte. Die granulierte bzw. vacuolisierte Masse legt sich wieder als kontinuierlicher Ring um die Kernspindel. Im Nährzellkern findet, wie bei gewöhnlichen Mitosen, eine normale Caryokinese statt. Die Figg. 29 u. 30 sind Metaphasen der 2. Differentialmitose bei *Colymbetes*. Fig. 31 zeigt dasselbe Stadium bei *Dytiscus*. In den Figg. 32—34 sehen wir Stadien der Anaphase von *Colymbetes*, wobei die Lagebeziehungen der Nährzellen zur Oogonie von besonderm Interesse sind. Die eine Nährzelle, die direkt aus der Oogonie entstanden ist, muß nämlich wieder eine Wanderung nach dem mit dem Spindelrest versehenen Eipol vornehmen, und die beiden Tochterzellen, die aus der 1. Nährzelle hervorgegangen sind, erfahren ebenfalls eine kleine Umordnung. Zuletzt finden wir alle 3 Nährzellen an derselben Stelle am Spindelrestpol mit der Oogonie in Verbindung. Das Endergebnis der 2. Differentialmitose ist also eine Gruppe von 4 Zellen, bestehend aus der Oogonie und den 3 damit verbundenen Nährzellen. So entsteht das Bild einer Rosette, wie wir sie in den folgenden Figg. 35—37 bereits in einem neuen Teilungsprozeß antreffen. Sämtliche Zellen machen also wieder eine

Caryokinese durch, wobei die Oogonie sich differentialmitotisch, die Nährzellen sich einfach mitotisch teilen. Da die Vorgänge im Grunde genau dieselben sind wie bei der 1. und 2. Differentialmitose, erübrigt hier eine eingehende Beschreibung, zumal in den Abbildungen diese Verhältnisse deutlich zum Ausdruck kommen. Fig. 35 u. 36 zeigen Rosetten im Stadium der 3. Differentialmitose. Fig. 37 stellt 2 solcher Stadien dar, welche auf demselben Schnitt nebeneinander zu sehen sind. Durch Umordnung der aus der vollendeten Teilung resultierenden Tochterelemente entsteht wieder eine neue Rosette. Diese enthält 1 Oogonie und 7 Nährzellen. Eine Nährzelle entspricht der Differentialteilung der Oogonie, die übrigen 6 Zellen sind Tochterelemente aus den 3 bereits vorhandenen Nährzellen. Sämtliche Nährzellen sind zuletzt wieder durch den Spindelrest mit der Oogonie vereinigt.

Darauf erfolgt die 4. und letzte Differentialteilung. Die 7 Nährzellen teilen sich gleichzeitig in 14 Tochterzellen, die Oogonie teilt sich wiederum differentialmitotisch und liefert die 15. Nährzelle, so daß wir am Ende dieser Mitose eine Gruppe von 16 Zellen erhalten. Zuerst liegen die Nährzellen wieder in völliger Unordnung um die Oogonie herum, ordnen sich aber schließlich ebenfalls zur typischen Rosette. Die Figg. 38—41 veranschaulichen den Vorgang der 4. Differentialmitose. In Fig. 38 u. 39 sind je 2 Nährzellen, die nicht auf demselben Schnitt sichtbar waren, durch einen einfachen Kontur dargestellt. Fig. 40 a u. b zeigt 2 zusammengehörige Gruppen einer 4. Differentialteilung. In der Gruppe a erkennen wir den kontinuierlichen Chromatinring und die Äquatorialplatte von einem Pol aus. Die Nährzellen α und β sind identisch mit den durch die gleichen Buchstaben bezeichneten Zellen der Gruppe b. Fig. 41 stellt ein weiter vorgeschrittenes Stadium dar. Diese unregelmäßige Zellengruppe wurde aus 3 aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. In der Mitte liegt die Oogonie mit der chromatischen Masse und dem Hauptspindelrest. Die Tochternährzellen sind noch sämtlich durch äquatoriale Spindelfäden in der Teilungsebene miteinander verbunden. Durch eine abermalige Umordnung bildet sich die Endrosette, die also schließlich aus einer Oogonie und 15 dazugehörigen Nährzellen zusammengesetzt ist. Eine weitere Teilung dieser Rosette erfolgt nicht mehr, sondern die Oocyte tritt nun in die Periode des Wachstums ein, wobei die Nährzellen, ihrer Funktion gemäß, eine bedeutende Rolle spielen, wie wir im 2. Teil dieser Abhandlung sehen werden.

Folgendes Schema von Giardina veranschaulicht den ganzen Prozeß der 4 aufeinanderfolgenden Differentialmitosen bei den Dytisciden:

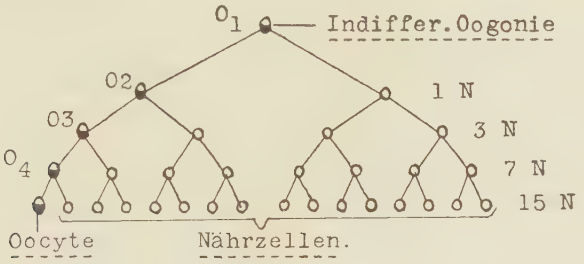


Fig. A.

Von besonderm Interesse während der caryokinetischen Vorgänge in der Endkammer ist das Verhalten der Chromosomen. Wir konstatieren nämlich, daß bei allen Dytisciden (*Dytiscus*, *Colymbetes*, *Acilius*) die Anzahl der Chromosomen in den Differentialmitosen die gleiche ist wie bei den frühern Multiplikationsteilungen, daß also, obwohl mehr als die Hälfte des Chromatins zum Aufbau des chromatischen Ringes verwendet wurde. nicht weniger Chromosomen in der Äquatorialplatte auftreten, als man nach der Individualitätstheorie der Chromosomen annehmen müßte. Wir haben aber bereits bei der Differenzierung des chromatischen Halbmondes gesehen, daß die Körnchenmasse eine von der der eigentlichen Chromosomen qualitativ verschiedene chromatische Substanz enthält und daß somit die Konstanz der Anzahl der Chromosomen während der Differentialmitose gerade eine Bestätigung der Individualitätstheorie ist. Auf den Einwand Giardina's gegen die Individualitätstheorie und die Entgegnung Boveri's werde ich später noch ausführlicher eingehen.

C. Die Rosette.

Der Ausgangspunkt für die Entstehung der Rosette ist die 2. Differentialmitose. Wir sahen, daß schon nach Beendigung der 1. Differentialteiluug die Nährzelle eine Wanderung nach dem mit dem Spindelrest versehenen Eipol vornehmen mußte und

daß eine Vereinigung und Verschmelzung der neuen Spindelfäden mit dem alten Restkörper erfolgte. Durch die äquatoriale Vereinigung der Spindelfäden entsteht, wie bei den Multiplikationsmitosen, in der Teilungsebene ein neuer Plasmakörper, der sich bei der Wanderung der Zelle nach dem andern Pol etwas verlängert und zuweilen in Form eines Stielchens dem alten Spindelrest anfügt. Der letztere bleibt also während der Differentialmitosen unverändert an einem bestimmten Pol der Oogonie liegen und wächst bei jeder folgenden Teilung auf Kosten der äquatorialen Kernspindel.

Am Ende der 2. Differentialmitose tritt der Prozeß der Umordnung der Nährzellen noch viel deutlicher zutage. Die Figg. 32—34 zeigen diese Verhältnisse. 2 Nährzellen sind Tochterelemente der 1. Nährzelle, eine ist durch die Differentialteilung aus der Oogonie entstanden. Wie aus den Abbildungen ersichtlich, kann die Lage dieser letztern Nährzelle sehr verschieden sein. Meistens (Fig. 32 u. 34) finden wir sie an dem Pol, welcher dem Spindelrest gerade entgegengesetzt ist. Während des Ruhestadiums tritt auch hier eine bemerkenswerte Dislokation aller 4 Zellen ein. Es entsteht die typische Rosette. Die eine Nährzelle wandert wieder zum Spindelrest, die beiden andern ändern ihre Lage derart, daß jede mit dem Spindelrest und damit auch mit der Oogonie in Verbindung bleibt. Der Spindelrest (Fig. 35—37) nimmt zuletzt die Mitte der Rosette ein und stellt auf diese Weise eine plasmatische Brücke zwischen der Oogonie und den Nährzellen her.

Nach der 3. Differentialteilung ist die Ordnung der Zellen wieder vollständig verändert. Aber wiederum erfolgt eine bestimmte Umlagerung der 8 Tochterzellen zur Rosette. Wir beobachten hierbei im wesentlichen die gleichen Erscheinungen der Wanderung und Umordnung wie bei der vorhergehenden Differentialmitose. Zuletzt stehen wieder die 7 Nährzellen am Spindelrestpol (Fig. 38—39) mit der Oogonie in Verbindung. Hier und da kann man sogar den 3 Differentialteilungen entsprechend 3 kurze Stielchen erkennen, welche gemeinsam in den Spindelrest verlaufen.

In der letzten Differentialmitose sehen wir ein regelloses Durcheinander in der Lage der 16 Tochterelemente (s. Fig. 41). Es tritt jedoch, wie vorher, allmählich wieder die Ordnung zur Rosette ein. So entstehen durch die 4 aufeinanderfolgenden Teilungen der Oogonie 4 direkte Brücken zu den Nährzellen, und manchmal erkennen wir noch die 4 zugehörigen Nährzellengruppen. In der endgültigen Rosette sind aber nicht nur 4, sondern alle 15 Nähr-

zellen sowohl teilweise unter sich als mit der Eizelle verbunden. Fig. 43—46 zeigen solche Stadien, wobei allerdings nur die zur Oocyte gehörigen Nährzellen abgebildet wurden, welche auf demselben Schnitt sichtbar waren. Die Nährzellen teilen sich nämlich, wie die Oogonie, nicht ganz durch, sondern die Plasmateilung, die von der Peripherie nach dem Zentrum fortschreitet, hört an einem gewissen Punkte auf, so daß die Zellen von gleicher Herkunft nach der Mitte der Rosette auf kurze Strecken vereinigt bleiben.

Der Spindelrest, der in diesem Stadium seinen größten Umfang erreicht, nimmt nach den Nährzellen hin eine verlängerte Gestalt an und geht direkt in die Stielchen der Nährzellen über. Sehr häufig sehen wir noch in der Rosette 2 Hauptstämmchen, welche durch Verschmelzung der ursprünglichen 4 Stielchen entstanden sind, direkt in den Spindelrest verlaufen. Ihnen entsprechen 2 Nährzellengruppen. Die eine besteht aus Abkömmlingen der 1. Nährzelle, also 8 Zellen, die andere Gruppe wird anscheinend durch Vereinigung der Nährzellen der 3 letzten Differentialmitosen und deren Teilungsprodukte gebildet. Die Figg. 38, 39, 40 u. 42 zeigen diese beiden Stiele quer getroffen.

Bald verschwinden jedoch diese Zeichen der Zusammengehörigkeit, oder sie sind wenigstens äußerlich nicht mehr wahrzunehmen, und die Rosette bekommt ihre Endform. Oft sind die Rosetten traubenförmig, wie in Fig. 43 u. 44, wo die Nährzellen zum Teil mit langen Stielchen versehen sind, die sich in dem Spindelrest vereinigen. Während in diesen beiden Rosetten der Spindelrest etwas aus dem Plasmaverband der Oocyte herausgetreten ist, erkennen wir ihn in andern Rosetten noch eine Zeitlang deutlich als zirkumskripten Körper innerhalb des Eiplasmas (s. Fig. 45). Stets bildet er die Brücke zwischen Eizelle und Nährzellen und setzt sich kontinuierlich in den Stiel und in die Stielchen der letztern fort. (Man vergleiche auch hier die figg. 54—60 bei Giardina.) Zuweilen inserieren sich aber auch die Nährzellen direkt an der Eizelle, und außerdem sind alle möglichen Übergangsformen vorhanden. In Fig. 46—48 sehen wir neben den Lagebeziehungen der Zellen zueinander zugleich Veränderungen im Nährzellkern, auf welche ich im 2. Teil dieser Arbeit noch zurückkommen werde. Fig. 48 stellt ein etwas älteres Rosettenstadium dar. Hierbei zeigt sich, daß zwischen Nährzellen und Eizelle ein breiter plasmatischer Übergang besteht und daß die Zellen nur nach der Peripherie der

Rosette eine deutliche Abgrenzung aufweisen. Solche Bilder wie die zuletzt beschriebenen berechtigen uns, den ganzen Differenzierungsprozeß in Ei- und Nährzellen als einen Knospungsprozeß aufzufassen, bei dem die Kerne auf differentialmitotischem Wege aus dem Kern der indifferenten Oogonie entstehen.

Die Rosette läßt stets eine bestimmte Orientierung erkennen. Eine durch das Keimbläschen und den Spindelrest gedachte Linie stellt die Polaritätsachse der Rosette dar und stimmt mit der künftigen Längsachse des Eies überein, wie wir dies schon in der Oogonie fanden. Die Rosetten, die im hintern Abschnitt der Endkammer regellos durcheinander liegen, ordnen sich beim Herabtreten in die Eiröhre derart, daß immer die Eizelle den Nährzellen vorangeht.

Nach GIARDINA gehen alle Rosetten, welche nicht von vornherein in der Längsachse der Eiröhre orientiert sind, bei der weitern Entwicklung zugrunde. Diese Beobachtung erscheint in der Tat beachtenswert, denn wir finden nicht selten in normalen Endkammern einzelne Rosetten, die eine andere Orientierung aufweisen, in Degeneration begriffen. GIARDINA sagt: Diese regelmäßige Ordnung, welche sich später in der Eiröhre findet, ist nicht, wie man glauben könnte, einer Drehung der Rosetten zu danken, sondern der vollständigen Zerstörung derjenigen Rosetten, deren ursprüngliche Lage von der endgültigen verschieden war.

Der Satz also formuliert erscheint mir nach eignen Beobachtungen nicht ganz einwandfrei. Denn wenn wirklich alle Rosetten, die in der Endkammer anders orientiert sind als später in der Eiröhre, zugrunde gehen sollten, müßte normalerweise wohl der größte Teil der Rosetten der Degeneration anheimfallen. Dies scheint mir jedoch als zu weit gehend. Es liegt zwar auf der Hand, daß diejenigen Rosetten, die von vornherein richtig orientiert sind, bessere Existenzbedingungen haben werden als die anders orientierten, die eventuell eine Drehung vornehmen müssen. Bestimmt glaube ich aber, daß alle Rosetten, die eine völlig umgekehrte Orientierung zeigen, nicht mehr zur weitern Entwicklung kommen. Diese degenerativen Vorgänge werde ich im folgenden Abschnitt mit andern pathologischen Erscheinungen in der Endkammer noch etwas genauer erörtern.

D. Pathologische Prozesse in der Endkammer und ihre Beziehungen zur ältern Literatur.

Zum Schlusse dieser Beschreibung will ich versuchen, eine Erklärung dafür zu geben, wie es möglich war, daß so viele bedeutende Forscher die interessanten Befunde der Differentialmitosen übersehen konnten.

Hier kommt hauptsächlich der Umstand in Betracht, daß die Ovarien der Dytisciden nicht zu jeder Jahreszeit diese charakteristisch differentialmitotischen Stadien aufweisen, welche natürlicherweise allein eine Lösung dieser Frage ermöglichen.

Wir beobachten nämlich, daß zu gewissen Zeiten eine vollständige Ruheperiode in der Eibildung statt hat. Dies scheint hauptsächlich dann der Fall zu sein, wenn die Ovarien mit reifen Eiern erfüllt sind. Hierbei ist die Endkammer häufig nur noch ein Rudiment, und die ganze Eiröhre enthält nur ein einziges oder mehrere große Eier. Ebenso sah ich in den Ovarien von *Colymbetes*, die ich in den Monaten November und Dezember untersuchte, völlige Degeneration der Elemente der Endkammer, während in der eigentlichen Eiröhre ein lebhaftes Wachstum der Eizellen erfolgte. Es ist klar, daß, wenn an solchen Ovarien eine Untersuchung vorgenommen wurde, sich natürlich andere Bilder ergaben, die zu andern Schlüssen führen mußten. Und so bin ich denn mit Giardina überzeugt, daß eine größere Anzahl der Forscher, welche dieselbe Meinung wie Korschelt geäußert haben, wahrscheinlich mehr durch Mangel an passenden Stadien als durch oberflächliche Beobachtung getäuscht wurden.

Aus den zahlreichen Figuren Korschelt's kann man sogar schließen, daß er wohl nie eine Caryokinese in der Endkammer von *Dytiscus* beobachtet hat, weil er sich vielleicht auf die Untersuchung zu reifer Ovarien beschränkte. Er beschreibt selbst in einigen jungen Eizellen von *Dytiscus* kugelförmige Anhäufungen und allerlei andere merkwürdige Formen von chromatischer Substanz, deren Ursprung er sich „trotz aller aufgewandten Mühe" nicht erklären konnte. Zweifellos handelt es sich dabei um die chromatische Masse ruhender Oogonienkerne, teilweise aber auch um pathologische Prozesse, die wir so häufig in den Ovarien der Dytisciden antreffen.

Es würde jedoch zu weit führen, sämtliche anormalen Erscheinungen, denen wir in der Eiröhre begegnen, in den Rahmen

dieser Arbeit hineinzuziehen. Ich werde mich daher im Folgenden darauf beschränken, einige der auffälligsten Anomalien der Endkammer und ihrer Elemente hervorzuheben.

Schon in der normalen Endkammer finden wir, wie bereits früher erörtert, regelmäßig Degenerationserscheinungen, welche durch den Zerfall derjenigen Rosetten bedingt werden, die eine von der Längsachse der Eiröhre stark abweichende Orientierung zeigen. Solche Rosetten erfahren allerlei Umwandlungen. Das Chromatin ihrer Kerne konfluiert zu ebensovielen homogenen Kugeln, die bald mehr für Kern-, bald mehr für Plasmafarben empfänglich sind. Schließlich lösen sich diese kugligen Bildungen in eine Anzahl kleinerer Körner und Körnchen auf und werden durch Resorption von den umgebenden Zellen quasi als Nährmaterial verwendet. Fig. 49 stellt eine in Degeneration begriffene Rosette dar, welche uns diese Verhältnisse deutlich erkennen läßt.

Solche und ähnliche Degenerationserscheinungen treten uns in den Ovarien, die keine Mitosen zeigen, fast ausschließlich entgegen. Bei *Colymbetes* fand ich nicht selten die ganze Endkammer, ja manchmal sogar ganze Eiröhren in Degeneration. Wir sehen daraus, daß wir unter solchen Umständen zu verschiedenen Zeiten vollständig verschiedene Bilder von der Endkammer erhalten. So beobachtete WILL bereits früher bei *Dytiscus* in einem Mai-Ovarium eine helle und eine dunkle Zone in der Endkammer (vgl. a u. b in Fig. 1). Der helle Abschnitt entspricht der vordern Portion der Endkammer, der dunklere Teil, der häufig durch eine einfache Epithellage (ε) von dem vorhergehenden getrennt ist, zeigt alte Rosetten, deren Plasma intensiv gefärbt ist. Meist finden wir dann, gerade an der Grenze zwischen beiden Zonen, in dem hellen Teile lebhafte Kernteilung. Diese obere Region der Endkammer stellt, wie bereits WILL richtig erkannt hat, nichts anderes als eine junge Eibildungszone dar, während die untere dunkle Zone sowie alle Eizellen und Nährzellen der Eiröhre in diesen Ovarien sehr wahrscheinlich der Degeneration anheimfallen. Die helle Zone kann also als normaler Kammerabschnitt angesehen werden, da wir hier bereits alle Stadien sowohl der Multiplikationsmitosen als der charakteristischen Differentialteilungen vorfinden. Wenn wir die Figur von WILL vom Jahre 1886 aufmerksam betrachten, sehen wir in Zone a sowohl einige caryokinetische Prozesse indifferenter Oogonien (α) als die Differenzierung in die beiden Chromatinbereiche im Oogonienkern (β). Ferner bemerken wir eine Differential-

mitose, wobei in der Oogonie der chromatische Ring deutlich über dem einen Pol sichtbar ist (*γ*). Dann unmittelbar an der Grenze zwischen beiden Zonen liegt eine eigentümliche Zelle (*δ*). In einem einheitlichen Plasma treffen wir eine von einem hellen Hofe umgebene homogene Chromatinkugel und daneben einen länglichen anscheinend normalen Kern. Dies ist nichts anderes als eine abnorme, degenerierende Rosette. Fig. 50 veranschaulicht einen ähnlichen Fall, wie ich ihn sehr häufig auch an normalen Endkammern von *Dytiscus* und *Colymbetes* zu Gesicht bekam. Die homogene Kugel stellt den degenerierten Oogonienkern mit der chromatischen Masse dar, während der eigentliche Kern durch Verschmelzung einiger nebeneinander gelegener Nährzellkerne entstanden ist. In der bei stärkster Vergrößerung entworfenen Figur ist dieses Verhalten noch deutlich zu erkennen. Die Einkerbungen an der Kernperipherie zeigen noch zum Teil die ursprünglichen Kernmembranen. Da wo die Nährzellkerne sich berührten, schwand die Membran, und so bildete sich allmählich dieser einheitliche Kern. Ich werde später nochmals auf diese abnormen Rosetten zurückkommen.

Eine eigentümliche, jedenfalls auch anormale Erscheinung beobachtete ich ferner in einem Ovarium von *Dytiscus latissimus* (Monat Mai). Hier zeigte sich nämlich fast in allen Eiröhren zwischen Kammer und der eigentlichen Tube ein förmlicher Epithelpfropf (Fig. 1b). Dieser ist jedenfalls entstanden durch eine Zellproliferation der einfachen Epithellage (Fig. 1*ε*), die wir häufig zwischen der oben beschriebenen hellen und dunklen Zone beobachten konnten. In der Kammer sehen wir wieder normale Mitosen und Differentialmitosen, während in der Eiröhre allerhand degenerative Prozesse, besonders am Keimbläschen, sich abspielen.

Nun noch einige Bemerkungen über die abnormen Differentialmitosen und Rosetten, wie sie sich uns besonders in den mit reifen Eiern erfüllten Ovarien darbieten. In solchen Endkammern finden wir im Gegensatz zu den Novemberovarien immer noch mitotische Vorgänge. Wir sehen nicht selten sehr schöne Caryokinesen, wobei uns aber in den Differentialmitosen stets aberrante Bilder entgegentreten. Die chromatische Masse ist nämlich fast niemals als kontinuierlicher Ring ausgebildet, sondern zeigt alle möglichen Abweichungen. Bald finden wir eine kuglige, bald eine sattelförmige Masse statt des Ringes während der Differentialmitose im Äquator der Oogonie. Die Kernspindel ist dabei meist normal ausgebildet, wie aus den Figg. 51 u. 52 ersichtlich.

Es zeigt sich auch sehr oft, daß das Plasma der Oogonie nicht gleichen Schritt hält mit der Kernteilung oder daß die Plasmateilung überhaupt völlig unterbleibt, vielleicht weil Platzmangel in der Endkammer vorhanden ist. Es liegt auf der Hand, daß durch derartige mitotische Vorgänge abnorme Rosetten entstehen müssen. Und so sehen wir nicht selten in einem einheitlichen Protoplasma den Oogonienkern mit mehreren Nährzellkernen zusammen. Ein derartiges abweichendes Bild stellt die Rosette in Fig. 53 dar. Es zeigt sich hierbei auch stellenweise jene Verschmelzung von Nährzellkernen, wie ich sie bereits in Fig. 50 beschrieben habe.

Nun kommt es sogar zuweilen vor, daß solche anormalen, dem sichern Untergang geweihten Rosetten sich nochmals teilen. Auf diese Weise entstehen sehr interessante mitotische Bilder. In dem gemeinsamen Cytoplasma erkennen wir mehrere Centrosomenstrahlungen und entsprechend auch mehrere Äquatorialplatten. Jedes Centrosoma steht in Beziehung zu 2 Kernspindeln. Giardina, der diese abnormen Mitosen ebenfalls bei *Dytiscus* beobachtete, bezeichnet diesen Teilungsprozeß als ein Zwischenstadium der wahren multipolaren und der multipolaren bipolaren Mitose. Die Figg. 54—58 zeigen solche abnorme Teilungsprozesse. Die Mitosen in Fig. 54 u. 55, die aus jungen Rosettenstadien hervorgegangen sind, bieten noch ziemlich einfache Verhältnisse. Im letztern Falle stoßen 3 Äquatorialplatten im Zentrum der Figur aneinander und bilden so ein annähernd regelmäßiges dreiarmiges chromatisches Kreuz. Außerdem ist hier die epitheliale Umkleidung schöner als in normalen Rosetten zu sehen. Ebenso ist die Tunica der Endkammer, die an dieser Stelle deutlich hervortrat, mit eingezeichnet. Die 3 folgenden Abbildungen sind etwas komplizierter. Die Figg. 56 u. 57 gehören zusammen und stellen 2 aufeinanderfolgende Schnitte dar. Auf jedem Schnitt erkennen wir in einem gemeinsamen Plasma 3 Polstrahlungen, ferner die chromatische Masse und in der einen Figur auch den Spindelrest. In Fig. 58 sind sogar 4 Centrosomenstrahlungen sichtbar und auch entsprechende Äquatorialplatten ausgebildet. Die chromatische Masse erstreckt sich hier als langes Band etwa im Äquator, aber außerhalb der Spindel, durch den ganzen Zelleib. Ferner beobachten wir regelmäßig bei allen diesen multipolaren Caryokinesen in der Nähe der umgebenden Membran innerhalb des Plasmas in Auflösung begriffene chromatische Körnchen, welche auf den Untergang von Kernelementen hindeuten.

Neben diesen abnormen Mitosen und Rosetten finden sich in diesen Endkammern noch alle möglichen Anomalien und Degenerationserscheinungen sowie Zerfallprodukte von Oogonien und Rosetten, deren Beschreibung in dem Rahmen dieser Arbeit jedoch zu weit führen würde.

E. Bemerkungen zur Literatur.

Von besonderm Interesse in der Frage des Ursprungs der verschiedenen Zellenelemente des Insectenovariums ist die Arbeit von Will „Über die Entstehung der Eizelle und der Nährzellen bei *Colymbetes fuscus*“ (1886).

Im Gegensatz zu der herrschenden, insbesondere von Claus, Ludwig, Leydig usw. vertretenen Lehre, nach der die 3 verschiedenen Elemente der Insectenovarien durchaus gleichen Ursprungs und aus denselben Keimzellen hervorgegangen seien, die sich nur nach verschiedenen Richtungen hin differenzierten, stellte Will zum erstenmal fest, daß die Nährzellen aus den Primordialeiern bzw. Ooblasten entstehen. Es unterliegt keinerlei Zweifel, daß die Will'schen Beobachtungen und die aus denselben abgeleiteten Folgerungen im wesentlichen richtig waren, daß Will demnach der Erste ist, der den genetischen Zusammenhang von Ei- und Nährzellen aufgedeckt hat.

Wenn Will den Vorgang der Differenzierung der Eizelle und der Nährzelle als Knospungsprozeß aufgefaßt und beschrieben hat, so ist das eine Anschauungsweise, der im Hinblick auf die ungleichen Teilprodukte der Oogonie, ferner mit Rücksicht auf die Tatsache, daß normalerweise sämtliche Nährzellen mit der Oogonie in Zusammenhang bleiben, auch heute noch eine volle Berechtigung zukommt. Wenn wir ferner in Betracht ziehen, daß neben normalen Rosetten regelmäßig abnorme mit Oogonienkern und mehreren Nährzellkernen in einem gemeinsamen Cytoplasma zu finden sind, die allerdings der Degeneration anheimfallen, so haben wir durchaus das Bild einer Knospung vor uns.

Anders liegen jedoch die Verhältnisse in bezug auf den Ursprung der Nährzellkerne. Wenn Will auch diese durch einen Knospungsvorgang von dem Oogonienkern herleitet, so wurde er bei dem Fehlen der entsprechenden Mitosen in seinen Präparaten mit Notwendigkeit zu dieser irrtümlichen Ansicht geführt, welche noch durch

die vorher von ihm beobachteten Stadien der Sonderung in die beiden Chromatinbezirke im Oogonienkern bekräftigt wurde.[1])

Wenn die Ergebnisse WILL's trotz der Beachtung derselben bei ihrer Publikation dennoch keine nachhaltige Anerkennung finden konnten, ist dies wohl hauptsächlich dem Umstande zuzuschreiben, daß sehr bald nach WILL die Arbeit KORSCHELT's über die Eibildung der Insecten erschien, der offenbar nichts von den auffallenden von WILL beschriebenen Bildern gesehen hat, so daß bei diesem negativen Ergebnis WILL's Aussicht versprechende Auffassung dauernd widerlegt und die alte lieb gewordene Anschauung von der einheitlichen Abstammung aller drei Elemente des Insectenovariums durch KORSCHELT glänzend gerettet schien. So gründlich glaubte offenbar der Marburger Forscher WILL widerlegt zu haben, daß er in seinem großen Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, in dem ein größerer Abschnitt auch die Eibildung behandelt, es selbst nicht mehr für notwendig gefunden hat, die Arbeit WILL's in dem Literaturverzeichnis aufzuführen.

Nur SABATIER und PÉREZ nehmen Bezug auf die Arbeit WILL's. SABATIER (50) glaubte, daß das Ovulum (bei *Forficula* und *Dytiscus*) durch Endogenie und ohne daß die Autonomie des Keimbläschens angetastet wird, die Kerne der Follikelepithelzellen und darauf die größern Kerne der Nährzellen hervorbringe.

PÉREZ (45) dagegen ist der Ansicht, daß nach seinen Untersuchungen bei Lepidopteren das Primordialei durch Endogenie eine gewisse Anzahl von Zellen erzeuge, die nicht durch Ausstoßung frei würden, sondern durch Zugrundegehen der Mutterzellen und daher nicht Tochterzellen, sondern Schwesterzellen des Eies seien. Die definitive Zahl der Nährzellen sei also bereits im Innern der Mutterzelle festgelegt und für jede Species konstant.

Nach diesen beiden Forschern war es erst wieder GIARDINA, der die Arbeit WILL's in das richtige Licht gerückt hat. Wie aus der Abhandlung des italienischen Autors, so geht auch aus meinen Untersuchungen hervor, daß die von WILL am Ooblastenkern von *Colymbetes* gemachten Beobachtungen von dem Verschwinden

1) Daß WILL auch die Follikelepithelzellen aus dem Eikern hervorgehen ließ, ist eine Täuschung, die bei deren eigentümlichen Lagebeziehungen zur Oogonie sehr leicht eintreten konnte, wie ich bereits früher hervorgehoben habe.

des Kernsaftes und der Umwandlung des Kerns in eine homogene Chromatinmasse sich zweifellos auf die differenzierte chromatische Masse im Oogonienkern beziehen und die beschriebenen Knospungen nichts anderes als die Anaphasen der Oogonienkerne bei den Differentialmitosen darstellen.

Was Will als Kernknospe beschrieben hat, zeigt körnige Struktur, während der übrige Teil des Kerns homogen ist. Wir sehen darin eine Bestätigung der charakteristischen Differenzierung in die beiden Chromatinbereiche im Oogonienkern. Ich verweise hier auf Fig. 1 u. 1a, die mir von Herrn Prof. Will gütigst zur Publikation überlassen wurden.

Aus allen seinen Beschreibungen und Figuren geht klar hervor, daß Will allein das Verdienst hat, den Differenzierungsvorgang bei der Entstehung der Eizelle und der Nährzellen zum erstenmal beobachtet und von dem Prozeß der Eibildung ein für die damalige Zeit in seinen Grundlinien so zutreffendes Bild entworfen hat, daß es dem, wie es durch die Untersuchungen Giardina's und meine eignen Beobachtungen heute festgestellt ist, sehr nahe kommt.

Mit welcher Zähigkeit einige Forscher an der von Korschelt verfochtenen alten Ansicht festhalten, geht aus einigen Arbeiten neuern Datums hervor. Ich denke hier besonders an Paulcke (44) und Gross (17). Beide geben vor, was den Ursprung der Eizelle und der Nährzellen anbelangt, die Befunde Korschelt's zu bestätigen, obwohl aus ihren tatsächlichen Beobachtungen und Beschreibungen ganz andere Schlüsse zu ziehen wären. In einer spätern Arbeit (1903) hat übrigens Gross (18) bezüglich des Ursprungs der Epithelzellen seine Ansicht im Sinne von Heymons und Giardina geändert. Ich will hier nur auf die Arbeit Paulcke's über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica*) (1900) etwas näher eingehen. Die Kritik Giardina's über die Befunde Paulcke's kann ich nach eignem Urteil nur akzeptieren. Paulcke behauptet nämlich, daß sich bezüglich des Ursprungs der verschiedenen Zellelemente des Ovariums seine Resultate mit denen von Korschelt decken. Nichtsdestoweniger beschreibt er aber, daß er die Epithelzellen bereits differenziert vorfindet, und spricht ferner die Vermutung aus, daß wahrscheinlich die Oogonie durch aufeinanderfolgende Teilungen die Eizelle mit den zugehörigen Nährzellen hervorbringe. Damit äußert Paulcke eine Ansicht, wie wir sie bei den Dytisciden verwirklicht finden, und er widerspricht sich

zugleich selbst, wenn er zuerst zugibt, daß seine Resultate mit denen von Korschelt übereinstimmen. Giardina bemerkt dazu: „Der Autor wird mir erlauben zu bemerken, daß seine Behauptungen leere Worte, aber keine Tatsachen sind."

Da Paulcke doppelkernige Zellen in der Endkammer beobachtet und keine Mitosen sieht, schließt er daraus, daß es sich bei den Teilungen um amitotische Prozesse handelt. Er spricht dies jedoch alles mit der größten Zurückhaltung aus, weil er die hypothetische Natur seiner Behauptungen erkennt. Die beschriebenen Synapsisstadien, in denen sich das Chromatin des Kerns an einem Pol verdichtet, können nur als Ruhestadien der Oogonienkerne in der Differenzierungsperiode gedeutet werden. Paulcke unterscheidet das Keimbläschen von den Kernen der Nährzellen durch ein stark exzentrisch liegendes geballtes Chromatin. Nach diesen Beobachtungen können wir mit großer Wahrscheinlichkeit auch im Ovarium der Bienenkönigin Differentialmitosen vermuten.

Giardina zieht den Schluß, daß die Differenzierung der Eizelle und der Nährzellen bei allen Insecten ähnlich verlaufe wie bei *Dytiscus*.

Meine eignen Untersuchungen haben ergeben, daß diese Vermutung für die ganze Klasse der Dytisciden zutrifft, und sind somit in erster Linie eine Bestätigung der Befunde Giardina's. Wie aus einzelnen in der Literatur bekannten Beobachtungen hervorgeht, glaube ich mit Giardina schließen zu dürfen, daß Differentialmitosen auch in der Oogenese anderer Tiergruppen, wenn auch in etwas veränderter Form, vorkommen.

Ich erinnere nur an die Synapsisstadien, die hier und da in Eizellkernen beschrieben wurden. Val. Haecker (20) (1895) beobachtete bei dem Copepoden *Canthocamptus* im Ovarium ebenfalls Synapsis zugleich mit mitotischen Prozessen. Er hält die Synapsis für das Spiremstadium der letzten Teilung der Oogonie, die darauf die Eizelle und die Nährzelle hervorbringe (Giardina).

Ähnliche Verhältnisse findet Woltereck (60) (1898) bei dem Ostracoden *Cypris*. Er beschreibt gleichfalls Synapsisstadien, die er jedoch nicht wie Haecker für abgelaufene Caryokinesen, sondern für vollendete Mitosen hält. Aber interessant ist dabei die Tatsache, daß gerade nach diesem Stadium auch hier die Differenzierung von Eizelle und Nährzelle erfolgt.

Haecker (22) vergleicht in einer spätern Arbeit (1899) die Synapsisphase bei den Copepoden mit der Synapsis am Bienenei, indem er sich auf die Beobachtungen von Paulcke bezieht, und sagt, daß die 1. Differenzierung von Ei- und Nährzellen in diesem Stadium vor sich gehe. Er vermutet, daß, wenn sich in dem Stadium der Synapsis wirklich einmal eine Zellteilung bestätigen sollte, es sich dabei nicht um eine gewöhnliche, sondern um eine Differentialmitose handeln müßte.

Gerade diese Befunde von Synapsis haben, nach Giardina und meiner eignen Überzeugung, keine andere Bedeutung als bei den Dytisciden. Die Synapsis stellt offenbar auch hier eine Scheidung des Chromatins in die beiden charakteristischen Hälften dar. Die eine Zone wird auf mitotischem Wege der Eizelle und der Nährzelle mitgeteilt, die andere Region, die das in Synapsis befindliche Chromatin enthält, geht wahrscheinlich in toto in die Eizelle, so daß wir auch bei andern Arthropoden eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit der Eibildung bei den Dytisciden vor uns hätten.

Fassen wir die charakteristischen Erscheinungen der Differentialmitosen der Dytisciden zusammen, so bestehen sie einmal in der Scheidung des Chromatins des Oogonienkerns in die beiden Kernbereiche (Synapsis), sodann in der ganz verschiedenen morphologischen und physiologischen Rolle, welche den beiden Kernzonen zukommt. Die eine, die eigentlichen Chromosomen umfassende Kernhälfte bildet die Kernfigur der sich teilenden Oogonie, während die andere Kernhälfte, anfangs meist halbmondförmig, zu dem chromatischen Ring wird, der die Kernspindel umgibt und sich jedenfalls zuerst immer genau in der Teilungsebene einstellt, dann aber dem einen Pol zuwandert, um in jene Tochterzelle einzutreten, welche den Spindelrest enthält und zum Ei wird, so daß die ursprünglich in der Oogonie vorhandene chromatische Substanz in ungleicher Weise auf die Tochterzellen verteilt wird.

Welche Kräfte diese einseitige Abwanderung des Ringes bewirken mögen, ist vollständig unklar. Wenn man aus der anfänglichen Einstellung des Ringes genau in der Äquatorialebene der Spindelfigur schließen möchte, daß dieselben Kräfte, welche die Spindelbildung beherrschen, auch für die Einstellung des Ringes maßgebend sind, so ist man doch zu der Annahme gezwungen, daß mit dem Beginn der einseitigen Abwanderung über den einen Spindelpol eine neue Kraft in die Erscheinung tritt, deren Quelle ganz

rätselhaft ist. Die Erörterungen GIARDINA's zeigen zur Genüge, daß es zunächst ein ganz aussichtsloses Beginnen ist, aus den erkannten Erscheinungen eine solche Kraftquelle erschließen zu wollen. Wir müssen uns gedulden, bis neue Tatsachen uns neue Fingerzeige an die Hand geben. Da die Abwanderung des Chromatinringes stets nach der Spindelrestseite hin erfolgt, so wäre es ja vielleicht möglich, daß der Spindelrest direkt oder indirekt mit dem Vorgang in Beziehung zu setzen ist.

Auch die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Chromatinringes, nach dessen Zweck also, drängt sich hier auf. Ob es zurzeit möglich sein wird, diese Frage in befriedigender Weise zu beantworten, lasse ich dahingestellt; jedenfalls muß ich eine Diskussion derselben so lange aufschieben, bis ich auch die Erscheinungen am Keimbläschen studiert haben werde, welche eine Fortsetzung dieser Abhandlung bilden sollen. Das eine muß uns zurzeit genügen, für verschiedene Dytisciden festgestellt zu haben, daß das Ei etwas erhält, was den Nährzellen vorenthalten und offenbar bestimmend für die Einatur ist. Dieses Plus besteht einerseits in dem Chromatinmaterial des Ringes, andrerseits in dem Spindelrest. Ob der eine oder der andere Faktor allein genügt, die eine Zelle zum Ei zu stempeln, oder ob beide gleichzeitig nötig sind, läßt sich zurzeit mit Bestimmtheit nicht entscheiden, wenngleich es nach unserer heutigen Anschauung über die physiologische Bedeutung der Chromatinsubstanz für das Zellenleben wahrscheinlich ist, daß nur die größere Menge von Chromatin allein ausschlaggebend ist.

Wie durch GIARDINA für *Dytiscus* festgestellt, handelt es sich auch bei *Colymbetes* und *Acilius* um ausgesprochen klare Fälle von qualitativ und quantitativ ungleicher Teilung.

Wenn aber nun GIARDINA die Feststellung einer solchen qualitativ und quantitativ ungleichen Teilung mit einem Angriff gegen die Individualitätstheorie verbindet, so muß ich ihm auf Grund meiner Beobachtungen ebenso lebhaft widersprechen, wie es seitens BOVERI's auf Grund einfacher Überlegungen geschehen ist.

GIARDINA nimmt stillschweigend an, daß bei Einleitung der Differentialmitose seitens des Oogonienkerns eine gewisse Anzahl von Chromosomen in toto sich in die Ringmasse umwandelt. Bei einer solchen Annahme, die sich aber nach meinen Beobachtungen als irrig erwiesen hat, müßte natürlich nach der Theorie von der Individualität der Chromosomen die Zahl der in die Differential-

mitose eintretenden Kernschleifen um so viel Chromosomen geringer sein als bei den vorhergehenden Multiplikationsmitosen, als Chromosomen in die Bildung des Chromatinringes eingegangen sind. Da das aber bekanntlich nicht der Fall ist, hält Giardina die Individualitätslehre für widerlegt und schreibt vielmehr der Oogonie die Fähigkeit zu, ihr Chromatin auch nach etwaigen Verlusten in stets die gleiche Anzahl von Segmenten zu zerlegen (Boveri).

Boveri (6) hat nun bereits unter Heranziehung der Ergebnisse Bonnevie's (2) an *Ascaris lumbricoides* sowie auf Grund der Abbildungen Giardina's selbst wahrscheinlich zu machen versucht, daß der Einwand Giardina's gegen die Individualitätslehre hinfällig ist und die Verhältnisse von *Dytiscus* sehr wohl eine Deutung im Sinne dieser zulassen.

Und in der Tat hat Boveri recht mit seiner Umdeutung der Abbildungen Giardina's; denn das von ihm zur Erläuterung seiner Ansicht gegebene Schema a [1]) entspricht vollkommen den Verhältnissen, wie ich sie bei *Dytiscus* gefunden habe.

Schon bei der Beschreibung der Chromatindifferenzierung im Oogonienkern habe ich auf die diesbezügliche Beweiskraft meiner Figg. 9—12 von *Dytiscus* hingewiesen. Wenn Giardina recht hätte mit seiner Annahme des totalen Zerfalls einzelner ganzer Chromosomen behufs Bildung der chromatischen Ringmasse, so würde es a priori am wahrscheinlichsten sein, daß dieser totale Zerfall in derjenigen Kernregion stattfände, in der später die Ringmasse selbst angetroffen wird. Statt dessen zeigen die beiden Oogonienkerne der Fig. 9 sowohl die Chromosomen wie die in den chromatischen Ring eingehenden Granula, wenn auch in diesem Stadium nicht mehr ganz gleichmäßig, so doch durch den ganzen Kern verteilt, und in Fig. 11 sehen wir, wie die Chromosomen sich ausschließlich auf die helle Kernzone beschränken, während die größte Masse der Granula sich an die andere Kernseite begeben hat, um den chromatischen Halbmond zu bilden. So ist das Zentrum der hellen Kernregion ganz frei von Granulis, und nur die Randzone der erstern enthält auf ihrem Liningerüst noch einige Granula, jedoch nur auf der Seite, welche dem Halbmond benachbart ist. Es hat sich demnach eine Wanderung der ursprünglich annähernd gleichmäßig verteilten Granula nach einer Seite der Kernoberfläche vollzogen. Fig. 10 aber zeigt uns den Grund der ursprünglich gleichmäßigen Verteilung

1) fig. 44, 45a, 46.

der feinkörnigen Elemente. Während wir die größte Zahl derselben in Reihen angeordnet auf den die Chromosomen verbindenden Fäden des Kerngerüstes antreffen, finden wir eine größere Anzahl von Chromosomen von einem Kranze solcher Granula umgeben, so daß auf Grund der Diminutionserscheinungen bei Ascariden mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen ist, daß die kranzförmig angeordneten Chromatinkörnchen von den Chromosomen abgespaltet sind und dann, auf dem Liningerüst entlang gleitend, allmählich der Kernoberfläche zu bewegt werden. Daß die Chromosomen bei dieser Substanzabgabe nicht ganz aufgelöst werden, wird indirekt dadurch bewiesen, daß man andernfalls an Stelle der zerfallenen Chromosomen kleine Gruppen solcher Körnchen antreffen müßte, was aber nie der Fall ist. Somit hat eine typische Diminution stattgefunden, und die Gesamtheit der Chromosomen bleibt der Zahl nach erhalten, damit aber auch die Individualität des einzelnen Chromosoms.

Ebenso treffen wir bei *Colymbetes*, wie früher ausgeführt, anfangs Chromatingranula und Chromosomen durch den ganzen Kern der Oogonie gleichmäßig verteilt (Fig. 8 u. 13), Bilder, die entschieden gegen einen lokalen Zerfall einzelner Chromosomen, dagegen für eine gleichmäßige Beteiligung aller Chromosomen an der Bildung der Granula sprechen. Diese sowohl wie die Chromosomen müssen also nachträglich eine aktive oder passive Wanderung vollziehen, um Bilder entstehen zu lassen, wie Fig. 18 u. 19 zeigen.

So lassen sich die Erscheinungen der Differentialmitose nicht nur im Sinne der Individualitätstheorie deuten, sondern die letztere erhält durch sie sogar eine wichtige Stütze.

II. Die secretorische Funktion der Nährzellen.

Bereits im 1. Teil der Arbeit, der der Entstehung von Ei- und Nährzellen gewidmet war, verfolgten wir die Entwicklung bis zur typischen Endrosette, die regelmäßig aus 1 Oocyte und 15 dazugehörigen Nährzellen gebildet wird. Wir sahen, daß der hintere Abschnitt der Endkammer von unregelmäßig durcheinanderliegenden Rosetten in verschiedenen Wachstumsstadien eingenommen wird und daß diese nach der Eiröhre hin allmählich an Größe zunehmen. Zugleich mit dem Wachstum tritt eine bestimmte Ordnung und Orientierung der Rosetten der Längsachse der Eiröhre entsprechend ein. Wie diese Ordnung zustande kommt, habe ich bereits früher erörtert.

Wir fanden, daß es sich dabei teilweise um den Zerfall gewisser Rosetten handelt, daß wir aber andrerseits auch eine selbständige Drehung und Umordnung der Rosetten annehmen müssen. Sobald diese Ordnung hergestellt ist, hat die Rosette in der Regel einen solchen Umfang erreicht, daß sie das ganze Volumen des Ovarialschlauches in seiner Breite ausfüllt.

Die eigentliche Eiröhre wird also von einer einzigen Reihe perlschnurartig hintereinanderliegender Rosetten eingenommen, so daß wir in der Längsachse der Tube auf eine Nährzellengruppe nach abwärts konstant eine Eizelle folgen sehen. Obwohl nun die Entfernung der einzelnen Rosetten von der Endkammer sich entsprechend der Größenzunahme derselben andauernd vermehrt, so daß man den Eindruck einer Abwärtswanderung innerhalb der Eiröhre erhält, ist doch die Abwärtswanderung nur eine scheinbare. In Wirklichkeit beruht sie bekanntlich lediglich auf einem Wachstumsvorgang, an dem im gleichen Maße Follikelepithel und Rosetten beteiligt sind, so daß also Keimanlagen und Follikelepithel in gleichem Tempo sich der Geschlechtsöffnung nähern.

Die Follikelepithelzellen bilden bekanntlich in der obersten Portion der Endkammer um jede Oogonie und später um jede Rosette einen Überzug. Beim Wachstum der Rosette teilen sie sich, wie früher die Oogonien, gleichfalls mitotisch und dringen auch zwischen die Nährzellen der Rosetten ein (Fig. 72—74), für welche sie gewissermaßen ein Gerüst bilden. Im Bereiche der Nährzellen behält die epitheliale Bekleidung unter der Tunica propria ihren ursprünglichen Charakter von platten Zellen, wie innerhalb der Endkammer. Zwischen den Nährzellen zeigen sie eine polyedrische Beschaffenheit. Um die Eizellen dagegen bildet sich allmählich ein Pflasterepithel aus, das zuletzt in ein hohes einschichtiges Cylinderepithel übergeht. Die Kerne dieses Epithels sind noch von derselben Konstitution wie in der Endkammer, nur sind sie, wie die Zellen selbst, etwas größer geworden und wieder durch ein oder zwei besonders hervortretende Körnchen, die Nucleoli, gekennzeichnet.

Eine interessante Erscheinung tritt bei der Teilung dieser hohen Cylinderzellen zutage. Da das Epithel in der Umgebung des Eies stets einschichtig bleibt, erfolgt also naturgemäß immer eine Längsteilung der Cylinderzellen. Dabei stellen sich die Centrosomen, entgegen der Hertwig'schen Regel, quer zur Längsachse der Zelle ein und nicht, wie es sonst der Fall zu sein

pflegt, in der Richtung der größten Protoplasmaausdehnung. Wir sehen daraus, daß also nicht immer die Anordnung des Plasmas den auseinanderweichenden Centrosomen die Richtung bestimmt, sondern daß in der Zelle selbst noch andere richtungsbestimmende Faktoren vorhanden sein müssen. Fig. 59 zeigt eine solche Mitose des Cylinderepithels aus einem mittlern Abschnitt der Eiröhre.

Um die ältern Eier sehen wir nicht selten am untern Pol infolge Wucherung der Epithelzellen ein mehrschichtiges Plattenepithel auftreten (Fig. 60). Auch hier sind 2 Mitosen im Epithel zu erkennen, deren Spindelachsen sich auffallenderweise verschieden verhalten, indem sich die linke entsprechend der Hertwig-schen Regel in der Richtung der größten Plasmaausdehnung eingestellt hat, die andere rechte aber wiederum regelwidrig in der Richtung des kürzesten Zelldurchmessers orientiert ist. Übereinstimmend ist dagegen beiden, daß sie senkrecht zur Wachstumsrichtung des Eies, also parallel zur Oberfläche desselben stehen.

Am Nährzellpol der Oocyte ist meist kein Epithel vorhanden, so daß in der Regel eine direkte Berührung jener beiden Zellelemente statthat. Nur hier und da beobachten wir in den Lücken, die zwischen Ei- und Nährzellen gebildet werden, einzelne Epithelzellen, wie wir sie auch zwischen den Nährzellen fanden.

A. Die Tetraden.

Um die physiologische Funktion der Nährzellen richtig zu verstehen, ist es nötig, zuvor die Veränderungen im Nährzellkern während der Wachstumsperiode der Rosetten kennen zu lernen. Sobald die Rosette ihre Endform erreicht hat, treten in den Nährzellkernen eigentümliche Umbildungen ihrer chromatischen Elemente auf.

Die ersten Vorgänge, die sich im definitiven Nährzellkern abspielen, sind die gleichen wie in der Anaphase der vorhergehenden Mitosen. Es kommt zur Ausbildung einer bestimmten Anzahl von Chromosomen von quadratischer Form. Aber es entstehen nicht mehr die typischen Henkel wie bei den Mitosen, sondern die Chromosomen erfahren eine eigentümliche, charakteristische Spaltung (Fig. 61). Wir sehen, wie jedes Chromosoma sich in 4 gleichgroße runde Körnchen auflöst. Zuerst entsteht im Zentrum des Chromosoms ein heller Punkt, welcher durch das Auseinanderweichen der 4 Teilprodukte, die noch eine Zeitlang miteinander in

Verbindung bleiben, bedingt wird. Zuweilen beobachten wir auch, daß zuerst eine Spaltung in 2 hantelförmige Stäbchen auftritt. Wir erhalten damit das Bild einer Dyade, wie Fig. 62 zeigt. Bald teilen sich aber auch die beiden Stäbchen durch quere Einschnürung, und so entsteht ebenfalls eine Vierergruppe oder die typische Tetrade (Fig. 61 u. 65). Die Tetraden liegen meist in einer bestimmten Anordnung an der Peripherie des Kernes, wie aus Fig. 65 ersichtlich. Ein achromatisches Netzwerk, das auch das Kerninnere einnimmt, verbindet die einzelnen Vierergruppen untereinander. Die 4 Körnchen jeder Tetrade werden ebenfalls durch achromatische Substanz zusammengehalten. Nicht selten kommt es vor, daß bei wenig differenzierter Hämatoxylinfärbung große viereckige Körner statt der Tetraden in den Nährzellkernen zur Beobachtung gelangen. Am schönsten zeigt sich uns das Bild der Tetraden bei Konservierung der Ovarien mit Platin-Osmium-Essigsäure und einer gut differenzierten Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain. Die Anzahl der Tetraden genau festzustellen ist noch schwieriger, als die Chromosomen der Äquatorialplatte bei den Mitosen zu zählen. Voraussichtlich entspricht aber die Zahl der Tetraden auch der Anzahl der Chromosomen bei den einzelnen Arten der Dytisciden. Bei *Colymbetes* wären es also etwa 35, bei *Dytiscus* an 40 Tetraden. Meist beobachtet man die Bildung der Vierergruppen in sämtlichen Nährzellen einer Rosette gleichzeitig, wie aus den Rosetten in Fig. 45 bis 47 u. 63—64 ersichtlich. Ja sogar in mehreren nebeneinanderliegenden Rosetten treten die Tetraden zur gleichen Zeit in Erscheinung, so daß man am Übergang der Endkammer in die Eiröhre direkt eine Zone von Tetraden unterscheiden kann.

Diese ersten Tetraden lösen sich allmählich auf, indem die einzelnen Körnchen sich in Reihen in dem achromatischen Kernnetz anordnen. Fig. 66 stellt ein Stadium der Auflösung der 1. Tetraden in den Nährzellen bei *Colymbetes* dar. Schließlich wird der ganze Kern von diesen Körnchen erfüllt, und das Bild der Tetraden ist vollständig verschwunden (Fig. 48). Die Körnchen sind aber nicht lose im Kern zerstreut, sondern gleichmäßig in dem achromatischen Gerüst verteilt. Giardina vergleicht diese Phase mit dem Knäuelstadium während der Mitose.

Mit dem Wachstum der Nährzellen bei der weitern Entwicklung wächst auch entsprechend der Kern und ebenso die in ihm enthaltenen Chromatinkörnchen, welche sodann von neuem wieder eine

viereckige Gestalt annehmen. Haben die Körnchen einen gewissen Umfang erreicht, so erfolgt wiederum eine Teilung derselben in je 4 kleinere chromatische Elemente. Die Granula dieser 2. Tetradengeneration verteilen sich aber alsbald wieder im ganzen Kerngerüst genau nach der oben beschriebenen Weise. Der Kern zeigt am Ende dieses Stadiums bereits eine sehr granulierte Beschaffenheit. Damit ist aber die Teilung der Körnchen noch nicht beendet. Wir konstatieren vielmehr, daß während der weitern Entwicklung die Zahl der Granula durch mehrere aufeinanderfolgende Teilungen immer größer und größer wird und daß die Körnchen dabei in stets kleinere Segmente zerlegt werden. Auf eine Wachstumsperiode folgt regelmäßig eine neue Spaltung der chromatischen Elemente.

Es erfolgt, wie ich bei *Colymbetes* nachweisen konnte, immer eine Teilung der Granula nach der Vierzahl. GIARDINA hat für *Dytiscus* nur 2 Tetradengenerationen exakt nachweisen können, vermutete aber bereits, daß die weitere Vermehrung der Körnchen ebenfalls im Sinne der Vierteilung erfolge. Bei *Dytiscus* ist es allerdings nicht leicht, mehr Tetradengenerationen zu unterscheiden, da die Körnchen frühzeitig die Tendenz zeigen, sich zu kleinen Häufchen zusammenzuballen, wodurch der Vorgang der weitern Zerlegung der chromatischen Elemente undeutlich wird.

Wenn wir die Nährzellen in Fig. 67, die aus einem mittlern Abschnitt der Eiröhre von *Colymbetes* stammen, näher ins Auge fassen, so beobachten wir neben der ganz bedeutenden Größenzunahme der Zellen, daß die Zahl der Körnchen bereits ganz enorm zugenommen hat. Da die Granula in dem chromatischen Netz in Reihen angeordnet sind und diese sich im Kern nach allen möglichen Richtungen hin durchkreuzen, so erkennen wir an den 5 μ dicken Schnitten bei geringer Veränderung der mikroskopischen Einstellung immer neue Bilder. Fig. 67 zeigt 2 solche Nährzellen, die bei mittlerer Einstellung entworfen sind, wobei am Rande des Kerns der Zelle *a* noch deutlich die Tetraden sichtbar sind. In der Zelle *b* haben wir das Auflösungsstadium dieser Tetradengeneration gleich daneben, das durch die dichtere Lage der chromatischen Körnchen und das gänzliche Fehlen echter Tetraden leicht kenntlich ist. Wir finden also bei *Colymbetes* auch noch in diesem weit vorgeschrittenen Stadium das Prinzip der Vierteilung verwirklicht. Ja in noch ältern Nährzellen können wir bei *Colymbetes* mit ziemlicher Sicherheit Tetraden in der peripheren Kern-

zone feststellen (Fig. 68). Im Innern des Kernes ist es jedoch selten möglich, typische Vierergruppen nachzuweisen, da durch die zahlreichen, dicht beisammenliegenden Granula das Bild der Teilung verwischt wird. Dazu kommt noch, daß die Körnchen unregelmäßig im ganzen Kern zu kleinern oder größern Gruppen sich zusammenschließen. Diese Anhäufungen chromatischer Elemente verleihen dem Nährzellkern ein eigentümliches flockiges Aussehen, das bei *Dytiscus* sehr früh in Erscheinung tritt. Während der weitern Entwicklung nehmen die Körnchenhaufen beständig an Zahl und Größe zu, und schließlich gleicht der ganze Inhalt des Nährzellenkerns einer feinen pulverisierten Masse. Fig. 69 zeigt ein solches Stadium bei schwächerer Vergrößerung entworfen.

Wenn auch in den letzten Stadien der Vervielfältigung der Granula der exakte Nachweis von Tetraden unmöglich ist, so dürfen wir, nach dem Vorhergehenden zu schließen, doch mit großer Wahrscheinlichkeit das Prinzip der Tetradenbildung durchgängig als den Hauptvervielfältigungsmodus der chromatischen Elemente des Nährzellkerns bei allen Dytisciden betrachten. Diese Art der Multiplikation zugegeben, gibt uns, nach einer Berechnung von Giardina, einen Anhaltspunkt für die ungeheure Menge von Körnchen, welche wir in einem ältern Stadium in einem einzigen Nährzellkern antreffen müssen. Wenn wir bei *Dytiscus* entsprechend der Chromosomenzahl als 1. Generation 40 Tetraden annehmen, so müssen durch die aufeinanderfolgenden Teilungen nach der Vierzahl folgende Werte resultieren: 160, 160×4, 160×4^2 usf. Bei der 6. Generation müßten also $160 \times 4^5 = 16384$ Körnchen in einem Nährzellkern vorhanden sein.

Es wurde ferner von Giardina bereits als wichtige Tatsache festgestellt, daß der Umfang des Kerns bei *Dytiscus* nicht in demselben Verhältnis wächst wie die Zahl der chromatischen Körnchen. Giardina fand nämlich diese 6 Körnchengenerationen in derselben Eiröhre hintereinander zwischen einem Nährzellkern von 12 μ und einem von 72 μ Durchmesser und stellte damit folgende Beziehungen zwischen Kernvolumen und Körnchenzahl fest:

$$\frac{V}{v} = \frac{72^3}{12^3} = \frac{(72)^3}{(12)} = 6^3 = 216$$

Die Beziehungen der Körnchenzahl sind dagegen:

$$\frac{N}{n} = \frac{160 \times 4^5}{160} = 4^5 = 1024.$$

Daraus geht hervor, daß die Zahl der Körnchen fast 5mal so schnell wächst wie das Volumen des Kerns. Wenn auch diese Feststellung GIARDINA's nicht ganz einwandsfrei ist, indem er vorher selbst zugibt, daß er nur 2 Tetradengenerationen exakt unterscheiden konnte, so dürfen wir für *Colymbetes* um so mehr an der oben erwähnten Tatsache festhalten. Vergleichen wir die Nährzellkerne des 1. Stadiums der Tetraden mit den ältern großen Nährzellkernen, so zeigt sich das erwähnte Verhältnis ohne weiteres. Während zuerst die Tetraden fast ausschließlich die Kernperipherie einnehmen, das Zentrum des Kerns jedoch häufig ganz frei ist von chromatischen Elementen oder solche nur spärlich enthält, finden wir in den spätern Stadien den ganzen Kern mit chromatischen Körnchen erfüllt, ja sogar diese zu förmlichen Haufen feinster Granula zusammengeballt. Aus dieser einfachen Beobachtung geht klar hervor, daß die oben erwähnte Wahrscheinlichkeitsrechnung keine Übertreibung ist. Die Wichtigkeit dieser Überproduktion chromatischer Elemente im Nährzellkern wird jedoch verständlich, wenn wir später erfahren, daß die Granula zum größten Teil aus dem Kern austreten und dem Eiplasma als Nährmaterial zugeführt werden.

Wenn wir uns in der Literatur umsehen, welche Beobachtungen bisher an den Nährzellkernen gemacht wurden, so darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß schon KORSCHELT (32) (1886) das charakteristische flockige Aussehen der Nährzellkerne als eine Eigentümlichkeit der Nährzellen erkannt und beschrieben hat.

Auch LÉCAILLON (36) beobachtete (1900) in den Nährzellen von *Campodea* eine eigentümliche Körnelung der chromatischen Elemente, die er sehr bezeichnend „pulvérisation chromatique" nennt. Nach LÉCAILLON entsteht diese chromatische Körnelung durch eine Zerstückelung der Chromosomen in eine größere Anzahl von kleinen Körnchen. Daraus dürfen wir wohl schließen, daß auch bei *Campodea* sich sehr wahrscheinlich die gleichen Vorgänge abspielen wie bei den Dysticiden.

Ferner sah WOLTERECK (60) (1898) bei *Cypris* gleich nach der Differenzierungsperiode eine Umwandlung der Chromosomen des Nährzellkerns zuerst in Dyaden und darauf in Tetraden. Diese Tatsache mit der Erscheinung der Synapsisphase in der Oogenese bei *Cypris* vereinigt, erhöht den Grad der Wahrscheinlich-

keit eines gemeinsamen Ursprungs der Eizelle und der Nährzelle aus der Oogonie, wobei es sich jedenfalls um eine prinzipielle Übereinstimmung mit den Dytisciden handelt.

Meves (42) (1895) sah die Degeneration einiger junger Eizellen bei *Salamandra maculosa* mit dem Auftreten von Tetraden im Keimbläschen beginnen, die er Pseudotetraden nennt. Da er gleichzeitig im Cytoplasma eine Polstrahlung erkennt, hält er diese Erscheinung der Tetradenbildung für eine zu frühzeitige Reifungsteilung. Giardina vergleicht den Vorgang dieser degenerativen Prozesse am Keimbläschen von *Salamandra* mit dem Auftreten der Tetraden bei *Dytiscus*. Er erwähnt die Möglichkeit, daß es sich bei den einzelnen Tetradengenerationen vielleicht um mißlungene Teilungsversuche handle, und spricht ferner den Gedanken aus, daß die Nährzellen damit noch etwas von ihrer Keimzellennatur zeigten. Diese Hypothese erwähnt er jedoch selbst mit der größten Zurückhaltung, und ich selbst wüßte keine Daten für ihre genaue Begründung beizubringen.

B. **Chromidien.**

Nachdem wir im Vorstehenden das Wachstum der Nährzellkerne und die Vervielfältigung ihrer chromatischen Elemente erörtert haben, kommen wir nun zu einer sehr wichtigen Erscheinung, die sich während ihrer Entwicklung an der Kernperipherie abspielt. Wir haben oben bereits feststellen können, daß die Vermehrung der chromatischen Körnchen etwa 5mal so rasch erfolgt wie das Wachstum des Kernumfanges und daß ferner der Inhalt des Nährzellkernes schließlich eine fein pulverisierte chromatische Masse von Granulis aufweist, die sich stellenweise zu förmlichen Haufen zusammenballen. Da aber bei der weitern Entwicklung immer noch neue Teilungen der chromatischen Elemente erfolgen, müßte sich zuletzt die Zahl der Granula derartig steigern, daß der ganze Nährzellkern in einem gewissen Stadium gleichmäßig mit Chromatinmaterial erfüllt wäre, d. h. die Körnchen müßten so dicht beisammen liegen, daß die Kerne dadurch ein homogenes Aussehen erhielten. Soweit kommt es jedoch nicht. Wir konstatieren vielmehr, daß ein Austritt chromatischer Substanz aus dem Kernbereich ins umgebende Cytoplasma stattfindet.

Hierbei zeigt sich wieder ein interessanter Unterschied zwischen

Dytiscus und *Colymbetes*. Während nämlich bei *Dytiscus* für gewöhnlich die austretenden Körnchen schon im Bereiche der Kernperipherie sich zum größten Teile in eine besonders differenzierte Plasmamasse umbilden, sehen wir in den Nährzellkernen von *Colymbetes* in gewissen Perioden das ganze Cytoplasma mit chromatischen Elementen erfüllt.

Wir wollen daher in diesem Kapitel uns hauptsächlich das Bild des Austritts chromatischer Substanz aus den Nährzellkernen von *Colymbetes fuscus* vor Augen führen.

Wenn wir die Nährzellkerne der Rosetten in der Zone der Tetraden, also am Übergang der Endkammer in die Eiröhre, betrachten, so konstatieren wir, daß während der beiden ersten Tetradengenerationen nur spärlich chromatische Körnchen außerhalb der Kernmembran zu finden sind. Aber mit jedem folgenden Teilungsprozeß innerhalb des Kernes mehren sich auch die Granula in der dem Kerne direkt anliegenden Plasmazone. Recht deutlich wird aber dieser Vorgang des Austritts chromatischer Substanz aus dem Kernverbande, sobald die Rosetten in der Entwicklung einmal so weit vorgeschritten sind, daß sie das ganze Volumen des Ovarialschlauches ausfüllen.

Als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen möge daher gleich ein charakteristisches Stadium dienen, wie wir es in Fig. 73 vor uns haben. Diese Nährzelle, die aus dem obern Drittel der Eiröhre stammt, entspricht etwa einer 4. oder 5. Tetradengeneration. Sie zeigt auf den ersten Blick ein eigentümliches charakteristisches Aussehen ihrer cytoplasmatischen Struktur. Um den Nährzellkern herum ziehen nämlich in bestimmten Abständen sehr deutliche plasmatische Fibrillen, die sämtlich mehr oder weniger mit Chromatinkörnchen besetzt sind. Diese Granula sind, wie ich im Folgenden zeigen werde, aus dem Zellkern ins Protoplasma übergetreten. Derartige aus dem Zellkern austretende Chromatinmassen, wie sie WILL bereits vor mehr als 20 Jahren sehr ausführlich am Keimbläschen der Dytisciden beschrieben hat, sind von HERTWIG (26) neuerdings an der Hand anderer Tatsachen als Chromidien bezeichnet worden, eine Bezeichnung, die also auf die vorliegenden Granula ohne weiteres Anwendung findet. Der Nährzellkern an sich zeigt äußerlich nichts besonders Auffälliges. Nur hat sich die Zahl der chromatischen Körnchen in diesem Stadium bereits enorm vermehrt. Dagegen bietet das Cytoplasma, das sonst gewöhnliche Wabenstruktur auf-

weist, ein ganz verändertes Bild. Die erwähnten plasmatischen Fibrillen umziehen den Nährzellkern in konzentrischen Ringen, indem sie sowohl mit der Kernmembran als unter sich parallel verlaufen. An einer bestimmten Stelle des Plasmas, die der Eizelle zugekehrt ist, vereinigen sich diese Fäden zu einem Bündel, um durch eine Kommunikation in die Nachbarzelle einzutreten. Die Chromidien, die auf diesen Fibrillen hintereinander angeordnet sind, zeigen bezüglich ihrer Tinktion meist ein von dem Kernchromatin abweichendes Verhalten. Während die chromatischen Elemente des Kernes alle tiefschwarz gefärbt sind, verlieren die Granula innerhalb des Cytoplasmas nach und nach ihre ursprüngliche Farbe und werden immer mehr für Plasmafarben empfänglich, so daß wir unter ihnen alle möglichen Übergänge von der Kern- zur typischen Plasmafarbe antreffen. Dabei finden sich jedoch häufig noch einzelne Elemente dazwischen, welche die ursprüngliche Chromatinfarbe erhalten haben und im Plasma besonders deutlich hervortreten. An der Stelle, wo die Fäden sich zum Bündel zusammenschließen, sind naturgemäß die Körnchen auch dichter beisammen und bilden hier zuweilen förmliche Haufen.

Die Nährzelle in Fig. 68, welche ein späteres Stadium der Tetraden darstellt, gibt uns bezüglich der Fibrillen- und Chromidienanordnung im wesentlichen das gleiche Bild, wie wir es in der zuerst beschriebenen Nährzelle fanden. Ein äußerlicher Unterschied zwischen beiden Nährzellen in bezug auf ihre Lage im Nährfach besteht darin, daß die erstere direkt an die Eizelle grenzt, die letztere im obersten Abschnitt einer Nährzellgruppe gelegen ist. Wir sehen daraus, daß nicht nur in den Nährzellen, welche die Eizelle direkt berühren, sondern an allen Zellen des Nährfaches sich die gleichen Erscheinungen abspielen. Eine andere kleine Verschiedenheit zeigt sich in der zuletzt genannten Nährzelle darin, daß die Chromidien des Plasmas, entsprechend dem feinern chromatischen Inhalt des Kernes, kleiner sind, als dies in der ersten Zelle der Fall war. Je feiner das chromatische Material des Kernes wird, desto feiner und undeutlicher werden auch die im Cytoplasma enthaltenen Chromidien.

Um jedoch den eigentlichen Prozeß des Austritts chromatischer Substanz aus dem Nährzellkern genauer kennen zu lernen, wollen wir ein Stadium, wie es Fig. 76 darstellt, bei der stärksten Vergrößerung unter Apochromat-Öl-Immersion beobachten. Fig. 75 u. 76 geben entsprechende Bilder. Damit der Vorgang der Chro-

matinabgabe deutlicher wird, wurden in beiden Figuren nur diejenigen Körnchenreihen eingetragen, die bei einer bestimmten Einstellung sichtbar waren. Wenn wir Fig. 76 näher ins Auge fassen, fällt uns, neben den konzentrischen Plasmafibrillen, sofort eine weitere Besonderheit auf. Es zeigt sich nämlich, daß das Liningerüst des Kernes sich kontinuierlich in das Cytoplasmanetz fortsetzt und daß die chromatischen Körnchen sich, direkt auf diesen Fäden fortlaufend, vom Kern ins Plasma verfolgen lassen, wie wenn die Kernmembran überhaupt nicht vorhanden wäre. Im allgemeinen verlieren die Chromidien, je weiter sie sich vom Kerne entfernen, mehr und mehr ihre Chromatinfarbe und lösen sich teilweise im Plasma auf, wodurch dieses im Laufe der Entwicklung immer dunkler gefärbt wird. Dabei verlieren die Chromidien ihre scharfe Begrenzung und gleichen oft feinsten Wölkchen, die nicht selten stellenweise zu einer einheitlichen Masse zusammenfließen. Ich werde später noch auf diese Erscheinung zurückkommen.

Wenn wir in Fig. 75 die den Kern umgebenden cytoplasmatischen Stränge aufmerksam betrachten, so gewinnen wir den Eindruck, als ob hier vom Plasma aus sukzessive eine Umwandlung von peripheren Kernzonen stattgefunden habe. Wir unterscheiden sehr deutlich 3—4 mit der Kernmembran in bestimmten Abständen parallel verlaufende cytoplasmatische Fäden, die sich tinktorisch ebenso verhalten wie die Kernmembran und gleich dieser dicht mit chromatischen Elementen besetzt sind. Wir beobachten sogar zwischen Kern und dem ersten zirkulären Plasmastrang noch eine helle Zone, die im Aussehen vollständig dem Caryoplasma gleicht, so daß man im Zweifel sein könnte, welche Grenze als die richtige Kernmembran anzusprechen ist. Da aber der größere Teil zwischen beiden Begrenzungslinien bereits die typische Plasmafarbe angenommen hat, so liegt der Gedanke nahe, daß hier ein chemischer Umwandlungsprozeß statt hat. Wir dürfen also mit großer Wahrscheinlichkeit diesen ersten fibrillären Plasmastrang als frühere Kernmembran betrachten und ebenso die darauffolgenden Stränge. Diese ursprünglichen Kernmembranen sind offenbar dadurch dem Plasma einverleibt worden, daß bei dem Wachstum des Kerns immer neue Kernmembranen von innen her gebildet wurden, während die ältern mit den chromatischen Körnchen zusammen nach außen rückten und schließlich auf den Schnitten die konzentrisch angeordneten Fibrillen darstellen.

Für diese Auffassung spricht ferner die Tatsache, daß wir im Kern selbst (wie aus Fig. 75 ersichtlich) bereits wieder einen etwas deutlicher hervortretenden zirkulären Strang des Liningerüstes erkennen, welcher die der Kernmembran zunächst gelegenen chromatischen Elemente verbindet und anscheinend die Anlage einer neuen Kernmembran bildet.

Wenn diese Vermutung der Neubildung der Kernmembran richtig ist, wird in gewissem Sinne auch verständlich, warum das Wachstum des Kernumfanges weit hinter der proportionalen Vermehrung der chromatischen Elemente des Kerns zurückbleibt.

Vermutlich treten die Granula immer während der Auflösung einer Tetradengeneration auf dem vom Kern ins Cytoplasma verlaufenden Fadengerüst aus dem Kernverband heraus, wobei also wahrscheinlich auch die Kernmembran ins Zellplasma hinausrückt und von innen her durch eine neue Membran ersetzt wird. Wir könnten uns dabei vorstellen, daß bei dem Auseinanderweichen der an der Kernperipherie gelegenen Tetraden ein Teil der Körnchen dem Plasma zugeteilt werde, wie ich in dem folgenden Schema angedeutet habe:

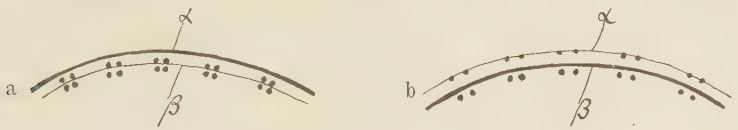


Fig. B.

α wäre die ursprüngliche Kernmembran, β die sekundäre, wobei jedesmal die Hälfte einer Tetrade dem Plasma zufällt. Zuweilen beobachtet man auch an der Kernperipherie ähnliche Bilder. Leider sehen wir jedoch gerade in den Stadien, wo die Tetraden noch recht deutlich sind, keine chromatischen Elemente austreten, so daß ich es nicht mit Sicherheit entscheiden kann, ob die Chromidien wirklich genau nach diesem Schema den Kern verlassen.

Soviel steht aber fest, daß man in jüngern Nährzellkernen an der Peripherie manchmal das im Schema angegebene Verhalten beobachtet. Fig. 77 stellt einen solchen Fall dar, welcher deutlich zeigt, daß in den beiden in der Kernmembran sichtbaren Tetraden je 2 Granula im Kern und je 2 im Cytoplasma liegen. Daneben sehen wir aber auch einzelne chromatische Körnchen auf den die Membran durchsetzenden Fäden aus dem Kern heraustreten.

Wenn wir in den Nährzellen in Fig. 71—74 den Verlauf der

cytoplasmatischen Ringfasern genauer verfolgen, so können wir konstatieren, daß diese an dem der Eizelle zugewandten Pol viel deutlicher hervortreten als am entgegengesetzten Pol. Diese Erscheinung erklärt sich offenbar dadurch, daß die Chromidien, die im Plasma eine chemische Umwandlung erfahren, auf der Wanderung nach der bereits erwähnten Kommunikation sich teilweise auflösen und dabei etwas von ihrer Substanz auf dem zurückgelegten Wege hinterlassen. Es ist klar, daß auf diese Weise die Fibrillen in ihrem Verlaufe nach der Vereinigungsstelle zum gemeinsamen Bündel immer mehr an Intensität gewinnen.

Ja es wäre sogar denkbar, daß die Plasmafibrillen überhaupt lediglich dadurch zustande kämen, zumal die Granula fast ausschließlich auf diesen zirkulären Fäden angeordnet sind. Sicher ist jedenfalls, daß die Chromidien bei der Entstehung derselben eine Rolle spielen, da sie nur auf diesen Plasmabahnen in die Nachbarzelle einwandern.

Der Verlauf des Chromidialprozesses bei *Dytiscus* ist wenigstens äußerlich ein ganz anderer als bei *Colymbetes*, wenn es sich auch im Prinzip um eine vollständige Übereinstimmung beider Fälle handelt. Während wir bei *Colymbetes* die Chromidien nahezu im ganzen Cytoplasma als deutliche Granula erkennen konnten, finden wir bei *Dytiscus* meist nur in unmittelbarer Nähe des Kerns vereinzelte typische Chromatinkörnchen. Dagegen sehen wir im ganzen Umfang des Kerns eine diesem direkt anliegende intensiv gefärbte Plasmazone, die dem Kern einen eigentümlichen Rahmen verleiht. Bei starker Vergrößerung zeigt es sich jedoch, daß diese besonders differenzierte Masse aus einer Anzahl feinster Fibrillen besteht, welche ähnlich wie bei *Colymbetes* als zirkuläre Fasern den Kern umgeben, um schließlich gemeinsam in die Nachbarzelle einzutreten. Fig. 78 zeigt die dem Nährzellkern von *Dytiscus* anliegende differenzierte Plasmazone, mit wenig chromatischen Elementen. Das übrige Cytoplasma ist fast völlig frei von Chromidien.

Was den eigentlichen Austritt der chromatischen Körnchen betrifft, so haben wir, wie aus Fig. 79 u. 80 ersichtlich, das gleiche Bild wie bei *Colymbetes*. Auch bei *Dytiscus* fällt sicher das Auswandern der Granula mit der Auflösung von Tetraden oder jedenfalls mit Teilungsprozessen von chromatischen Elementen des Kerns zusammen. In Fig. 79 bemerken wir außerhalb der Kernmembran eine sehr deutliche, helle Zone, welche den Kern in seiner Peripherie

umgibt. Hierbei glaubt man noch mehr als bei *Colymbetes* in der äußern Begrenzungslinie dieser Zone die frühere Kernmembran zu sehen. Die weiter nach der Zellperipherie gelegenen zirkulären Plasmafibrillen sind bei *Dytiscus* meist sehr undeutlich, zuweilen überhaupt nicht mehr nachzuweisen. Zweifellos haben wir jedoch, was den eigentlichen Chromidialprozeß als die Entstehung der zirkulären Plasmafibrillen anbelangt, bei *Dytiscus* eine volle Übereinstimmung mit den Befunden, wie wir sie bei *Colymbetes* kennen lernten. Es erübrigt daher eine eingehende Beschreibung. Durch Auflösung und chemische Umwandlung der in Fig. 79 u. 80 dem Kern anliegenden Chromatinkörnchen entsteht der charakteristische intensiv gefärbte Rahmen, wie wir ihn in Fig. 78 und den Photogrammen Fig. 94 u. 95 deutlich erkennen.

Auf die übrigen Erscheinungen des Chromidialprozesses und ihre Beziehungen zur Eizelle werde ich im nächsten Abschnitt bei der Beschreibung der Nährstränge und Kommunikationen zwischen Nährzellen und Eizelle noch ausführlicher eingehen.

C. Die Beziehungen zwischen Eizelle und Nährzellen.

Nachdem wir die Erscheinungen am Nährzellkern, insbesondere die Ausbildung des Chromidialapparats in den Nährzellen, kennen gelernt haben, wollen wir jetzt die Frage erörtern, in welcher Weise das Nährmaterial der Eizelle übermittelt wird.

Von den Beziehungen, die sich während des Wachstums der Rosetten zwischen Eizelle und Nährzellen abspielen, sollen nur diejenigen eingehend behandelt werden, welche mit der Funktion der Nährzellen in direktem Zusammenhange stehen.

Wie wir aus den vorhergehenden Erscheinungen wissen, alterniert in der Eiröhre immer eine Eizelle mit einem Nährfach, das sich aus einer Gruppe von 15 Nährzellen zusammensetzt. In der Regel sind die Nährzellen in hintereinanderliegenden Reihen angeordnet, und von einem gewissen Stadium ab grenzen immer 4 Zellen mit einer Seite ihrer Membran direkt an die Eizelle, was man schon am lebenden Objekt bei schwacher Vergrößerung erkennen kann. Wenn man eine lebende Eiröhre unter dem Mikroskop genauer betrachtet, bemerkt man, daß zwischen Eizelle und dem obern Nährfach cytoplasmatische Übergänge bestehen. Wir sehen aus der Umgebung jedes der angrenzenden Nährzellen einen Strang von besonders differen-

ziertem Protoplasma ausgehen, der sich durch eine Öffnung in der Zellwand kontinuierlich ins Eiplasma fortsetzt und die Richtung nach dem Keimbläschen nimmt. Diese Plasmastränge zeigen auf den ersten Blick eine fibrilläre Struktur, und bei *Colymbetes* erkennt man deutlich, daß die Fibrillen in ihrer ganzen Länge von feinen Körnchen besetzt sind. Wenn man längere Zeit aufmerksam beobachtet, kann man sehr gut erkennen, daß die Granula sich im Nährstrang, allerdings sehr langsam, nach der Eizelle hin bewegen.[1] Diese Nährstränge sind nichts anderes als die früher beschriebenen mit Chromidien besetzten Fibrillenbündel, welche sich an dem der Eizelle zugekehrten Nährzellpol fanden und durch eine besondere Kommunikation in das Ei eintreten. Wir können bei *Colymbetes* sogar am lebenden Präparat die den Nährzellkern umgebende fibrilläre Plasmastruktur kontinuierlich in den Nährstrang hineinverfolgen. Entsprechend den angrenzenden Nährzellen sind vier solcher Stränge nach dem Keimbläschen gerichtet, die in jüngern Stadien an einer Stelle im Eiplasma zusammenlaufen. An der Vereinigungsstelle erkennen wir schon bei schwacher Vergrößerung recht deutlich einen stark hervortretenden Hof, welcher durch die zusammenströmende Nährsubstanz gebildet wird und einer dunklen Wolke vergleichbar ist.

Bei *Dytiscus* hingegen habe ich eine derartige Anhäufung von Nährmaterial im Plasma der Eizelle niemals beobachtet. Aber einzelne Körnchen treten auch hier in der ganzen Länge des Nährstranges noch klar hervor. Diese Erscheinung erklärt sich daraus, daß die vom Nährzellkern gelieferten Elemente schon in unmittelbarer Nähe der Kernoberfläche größtenteils aufgelöst und in eine sehr feinkörnige Plasmamasse umgewandelt werden, die darauf dem Eiplasma einverleibt wird und sich gleich beim Eintritt am Nährzellpol des Keimbläschens ausbreitet. Am lebenden Objekt kann man den ganzen Chromidialapparat mit Nährstrang einem Trichter vergleichen, in dessen Eingangsöffnung der Nährzellkern gelegen ist und dessen Ausführrohr in die Eizelle einmündet. Aus der Gestalt des Nährstranges und der Art und Weise,

1) Durch Anwendung eines Objektträgers mit uhrglasförmiger Vertiefung, in welcher die lebenden Eiröhren in physiologischer Kochsalzlösung untersucht wurden, war jeder Druck von seiten des Deckgläschens ausgeschlossen, so daß bei der Beobachtung keinerlei mechanische Insulte auf die Eiröhre einwirken konnten.

wie der Nährzellkern in diesen Trichter eingefügt ist, gewinnt man sofort den Eindruck, daß die Nährsubstanz unter dem unmittelbaren Einfluß des Kernes entstehe und darauf dem Ei übermittelt werde. Daß diese Beobachtung richtig ist, habe ich im vorhergehenden Abschnitt bei der Entstehung des Chromidialapparats in den Nährzellen bereits ausführlich erörtert.

Die Befunde, die sich am lebenden Objekt ergaben, zeigen sich in ihren Einzelheiten noch viel schöner und klarer an gefärbten Schnitten von konserviertem Material. Wenn wir das Cytoplasma der Nährzellen in jungen Rosetten mit dem einer ältern Nährzelle mit feingranuliertem Kerninhalt vergleichen, können wir konstatieren, daß dasselbe seine ursprüngliche Tinktion geändert hat und statt für Plasmafarben eher für Kernfarben empfänglich ist. Bei der Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Lichtgrün verliert das mit Chromidien und seinen Umwandlungsprodukten geschwängerte Nährzellplasma mehr und mehr die typische Grünfärbung, wie sie uns in jungen Nährzellen entgegentritt, und macht allmählich einer dunkel blaugrünen Färbung Platz. Der deutlichste Farbenunterschied begegnet uns jedoch in den Nährsträngen selbst. Wenn wir nochmals die Figg. 72 u. 73 ins Auge fassen, so fällt uns sofort deren intensive Färbung gegenüber dem übrigen Plasma auf. Der ganze Nährstrang besteht aus einem Bündel von Fibrillen, welche bei *Colymbetes* dicht mit Chromidien besetzt sind und sich bis ins Eiplasma hinein verfolgen lassen. Durch diese Chromidien und deren Auflösungsprodukte wird aber gerade jene differente dunklere Färbung erzeugt, welche uns allenthalben in den Nährsträngen und teilweise auch im übrigen Plasma mehr oder weniger entgegentritt. Fig. 85 zeigt dieselben Verhältnisse bei *Dytiscus*; nur sind hier die Körnchen in verhältnismäßig spärlicher Anzahl vorhanden. Dagegen ist der Nährstrang an und für sich nicht weniger deutlich gefärbt als bei *Colymbetes*. Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, verläuft bei *Dytiscus* die ganze Chromatinsecretion viel unauffälliger. Die Chromidien werden, sowie sie ins Cytoplasma übertreten, zum größten Teil in eine intensiv gefärbte Plasmamasse umgewandelt, die auf feinsten Fibrillen dem Eiplasma zuströmt, wo sie sich allmählich gleichmäßig verteilt. Man vergleiche hier auch die Photogramme Fig. 94 u. 95 von *Dytiscus*, welche den Plasmastrom von Nährzelle zur Eizelle ebenfalls gut erkennen lassen.

Ein ganz anderes Bild erhalten wir bei *Colymbetes*. Bereits am lebenden Präparat konnten wir feststellen, daß das gesamte Nähr-

material in gewissen Stadien an einer Stelle zusammenströmt, um jenen wolkenartigen Hof vor dem Keimbläschen zu bilden. In den Photogrammen von Eiröhren von *Colymbetes* (Fig. 87—91) ist dieser Nährsubstanzhof sowie die zuleitenden Stränge sehr deutlich sichtbar. Die Aufnahmen (Fig. 87, 88) geben ein klares Bild dieser Verhältnisse und zeigen außerdem die Lagebeziehungen der Nährzellen zur Eizelle und deren Orientierung in der Längsachse des Ovarialschlauches. Bei diesen schwächern Vergrößerungen gleicht das Nährmaterial einer anscheinend homogenen Chromatinmasse. Die übrigen Photogramme beweisen aber, daß sich die Nährsubstanz aus einem körnigen Material zusammensetzt. In den farbigen Abbildungen Fig. 70—74 u. 76 erkennen wir jene granulierte Beschaffenheit des Nährsubstanzhofes viel schöner als an den Photogrammen. Häufig sehen wir, daß die Körnchen hier und da miteinander verkleben und so stellenweise gleichmäßige Klumpen bilden. Teilweise haben die Granula aber auch eine Auflösung und Umbildung erfahren, wodurch diesem Hofe das charakteristische wolkenartige Aussehen verliehen wird. Durch den beständigen Zutritt neuer chromatischer Elemente aus dem Nährfach finden wir hier Körnchen in allen Stadien der Auflösung und ein Farbengemisch vom typischen chromatischen Schwarz bis zur blaugrünen Plasmafarbe vertreten. Die Tendenz der Chromidien, bei ihrer Auflösung zu kleinern oder größern einheitlichen Klümpchen zu konfluieren, erkennen wir manchmal schon innerhalb des Nährstranges und besonders da, wo die den Nährzellkern umgebenden Fibrillen zum Bündel zusammentreten. Fig. 73, welche eine stärkere Vergrößerung der in Fig. 72 dargestellten Nährzelle mit Nährstrang wiedergibt, zeigt diese Erscheinung an der eben erwähnten Stelle.

In diesem Stadium tritt der Nährsubstanzhof recht deutlich hervor und läßt zugleich an einer schwach hantelförmigen Einschnürung 2 Abschnitte erkennen. Wie aus Fig. 72 ersichtlich, entspricht diese Zweiteilung den beiden angrenzenden Nährzellen. Wir beobachten nämlich, daß, zugleich mit dem Wachstum der Eizelle und der Nährzellen, die Kommunikationen, welche ursprünglich an derselben Stelle ins Eiplasma einmündeten, mehr und mehr auseinanderweichen, so daß sich allmählich für jeden Nährstrang ein besonderer Hof ausbildet. Diese Höfe sind aber regelmäßig durch Körnchenbrücken im Zentrum miteinander verbunden, ein Verhalten, das in Fig. 71 u. 72 deutlich hervortritt.

Nach den soeben beschriebenen Befunden und besonders jenen drastischen Bildern des Ernährungsapparats wird wohl niemand die Funktion der Nährzellen als solche wieder anzweifeln, wie dies früher zuweilen geschehen ist.

Giardina, der vor 8 Jahren die Nährstränge bei *Dytiscus* zum erstenmal feststellte, glaubte jedoch nicht, daß geformte chromatische Elemente aus Nährzellen in die Eizelle eintreten könnten, da er eben im Eiplasma keine chromatischen Körnchen nachweisen konnte. Wenn wir die Verhältnisse, wie sie sich uns bei *Dytiscus* darbieten, mit denen von *Colymbetes* vergleichen, müssen wir allerdings zugeben, daß das Bild der Körnchenströmung bei *Dytiscus* sehr undeutlich ist, da wir eben nur vereinzelte Chromatinpartikelchen in dem Plasmastrom durch die Kommunikation hindurch verfolgen können (vgl. Fig. 85). Der charakteristische Nährsubstanzhof fehlt bei *Dytiscus* vollständig. Giardina beobachtete zwar, wie auch aus einer seiner Abbildungen hervorgeht, daß in dem Plasmastrang innerhalb der Nährzelle ab und zu einmal einige chromatische Körnchen sich zeigten, besonders in unmittelbarer Nähe des Nährzellkerns. Von diesen nimmt er allerdings an, daß sie aus dem Kernverband herausgetreten seien, verneint aber entschieden, daß an der übrigen Kernperipherie ein Austritt chromatischer Elemente statthabe. Um aber für die im Nährstrom enthaltenen spärlichen Körnchen eine Erklärung zu haben, bringt er diese mit der Entstehung eines kleinen chromatischen Ringes in Zusammenhang, der sich an der Kommunikation zwischen Eizelle und Nährzelle vorfindet. Er bemerkt dazu Folgendes:

Wenn sich in dem Plasmastrome eine noch so leichte wirbelnde Bewegung fände, müßte die Folge des Austritts der Körnchen die Bildung dieses Ringes sein. Die Körnchen müßten, kaum eingedrungen, nach außen geschleudert werden gegen die Oberfläche des plasmatischen Kegels (= Nährstrang) und würden dann, indem sie eine Schneckenbahn beschrieben, längs desselben gleiten und an der Epithelwand (!), die sich zwischen Nährzellen und Eizelle findet, aufgehalten werden, um den Kegel herumlaufen, ohne jemals in die Eizelle eindringen zu können. So käme durch den Zutritt neuer Körnchen allmählich dieser kleine Ring zustande. Ich will nicht ausschließen, daß, wenn im Bereiche der Kommunikation eine Epithelwand vorhanden wäre, dieser Ring in der geschilderten Weise entstehen könnte. Wenn ich auch nicht den positiven Gegenbeweis vor Augen hätte (Fig. 85), so schiene es mir doch höchst sonderbar,

daß die Chromatinkörnchen lediglich zur Bildung dieses für die Eizelle wertlosen Ringes aus dem Nährzellkern austreten sollten. Die Fig. 85 zeigt deutlich, daß dieser chromatische Ring nichts anderes ist als die Umschlagstelle der Zellmembran. Im Bereiche der Kommunikation geht nämlich die Membran der Eizelle direkt in die der Nährzelle über. Wir erkennen diesen Kommunikationsring bereits in ganz frühen Stadien der Entwicklung. Schon bei Beginn der 2. Differentialmitose tritt derselbe deutlich als Umschlagstelle der Zellwand in Erscheinung und zwar stets in der Gegend des Spindelrestes, der hier den plasmatischen Zusammenhang zwischen Oogonie und Nährstelle darstellt (Fig. 31). Daß aber in der Bildungsperiode der Nährzellen noch keine chromatischen Elemente aus dem Nährzellkern austreten, wird wohl jedermann einleuchten. Auffallend ist nur, daß dieser kleine Ring in spätern Stadien, wie Fig. 85, eine andere Färbung aufweist als die Kernmembran. Es handelt sich aber jedenfalls hierbei um eine einfache lokale Verdickung der Membran, welche, wie leicht verständlich, an dieser Stelle eine größere Widerstandsfähigkeit besitzen muß. Sie kann daher auch hier ihre Tinktion ändern, ähnlich wie wir dies auch in der Zentralachse des Endfadens fanden. Es mag jedoch hierbei auch noch ein anderer Faktor eine Rolle spielen. Ich denke an eine Eigentümlichkeit der Hämatoxylinfärbung, auf die auch Boveri (4) in seinen Zellenstudien schon aufmerksam machte. Boveri fand, daß da, wo sich die Zellenmembran zweier nebeneinanderliegender Eizellen berührten, das Hämatoxylin trotz starker Differenzierung zurückgehalten wurde, während dies in isolierten Eizellen nicht der Fall war. Eine ähnliche Erscheinung haben wir höchstwahrscheinlich auch in dem kleinen chromatischen Kommunikationsringe vor uns. Mit Sicherheit läßt sich dies natürlich hier im Gewebeverband nicht feststellen, ist aber auch schließlich nebensächlicher Natur. Auf Längsschnitten durch die Eiröhre haben wir diesen Ring fast regelmäßig quer getroffen, so daß wir in der Grenzebene von Nährzelle und Eizelle zu beiden Seiten des Nährstranges einen einfachen Punkt erkennen, wie aus den zahlreichen Abbildungen ersichtlich ist. In jüngern Stadien beobachten wir jedoch nicht selten kontinuierliche Kommunikationsringe innerhalb des Nährzellplasmas. Diese sind als Öffnungen in der Zellwand zwischen 2 Nährzellen aufzufassen. Fig. 71 zeigt 2 solcher Ringe, je einen innerhalb der beiden Nährstränge. Durch den Zufluß von Nährmaterial aus der Nachbarzelle wird dem Plasma gerade an

dieser Stelle eine besonders intensive Färbung verliehen. Viel häufiger treffen wir aber im Nährfach Halbringe und alle möglichen Ausschnitte bzw. Teilstücke des Kommunikationsringes, was einmal durch die Lagebeziehungen der Zellen untereinander, dann aber auch durch die jeweilige Schnittrichtung bedingt wird. Die Figg. 71, 76, 81—83 u. 86 erläutern diese Verhältnisse. Endlich zeigt die Fig. 84, daß sämtliche Nährzellen im Nährfach durch solche Kommunikationen miteinander verbunden sind, daß also nicht nur die 4 direkt an die Eizelle angrenzenden Nährzellen sich beim Wachstum und Aufbau des Eies beteiligen, sondern alle 15.

In jungen Stadien sind die Kommunikationen verhältnismäßig groß, während sie bei der weitern Entwicklung kleiner und kleiner werden. Mit der Verminderung des Durchmessers dieser Öffnungen geht Hand in Hand eine Verschmälerung der Nährstränge (Fig. 86), bis schließlich jeder Zusammenhang der Nährzellen mit der Eizelle verloren geht. Sobald die Kontinuität zwischen beiden Zellelementen gelöst ist, haben die Nährzellen ihre Funktion erfüllt und fallen der Degeneration anheim, während die Eizelle ihrer Reife entgegengeht.

Tichomiroff (54) beobachtete bereits im Jahre 1880 bei *Bombyx mori* in der Scheidewand zwischen Ei- und Nährkammer eine ähnliche Kommunikation. Er beschreibt ferner, daß er durch diese Verbindungsöffnung eine körnige, dem Inhalt der Dotterzellen ähnliche Substanz in die Eizelle eindringen sah. Zweifellos handelt es sich dabei um ähnliche Verhältnisse, wie ich sie für die Dytisciden beschrieben habe.

Auch Korschelt (33) war überzeugt, daß bei *Dytiscus* Verbindungen zwischen Eizelle und Nährzelle bestehen müßten; aber aus seiner Arbeit geht hervor, daß er keine Kommunikation gesehen hat. Er erkannte auch bereits eine Körnchenstraße, die sich vom Nährfach nach dem Keimbläschen hinzog. Aber seltsamerweise fand er das gleiche Verhalten zuweilen auch vom untern, entgegengesetzten Nährfach ausgehend, und er bildete Figuren ab, an denen wir von den beiden an die Eizelle angrenzenden Nährzellengruppen solche Körnchenstraßen zum Keimbläschen hin verlaufen sehen. Daß diese letztere Erscheinung aber nicht richtig ist, geht schon ohne weiteres aus der im ersten Teile beschriebenen Entstehung der Eizelle und der Nährzellen hervor. Ich glaube vielmehr, daß diese Beobachtungen sowie auch die von ihm beschriebenen pseudo-

podienartigen Fortsätze des Keimbläschens auf mechanische Insulte zurückzuführen sind. Wenigstens habe ich ähnliche Verhältnisse an Eiröhren, die beim Herauspräparieren aus dem die Ovarien umgebenden Fettmantel etwas stark gezerrt wurden, ebenfalls beobachten können. Soviel steht aber fest, daß jene vom untern Nährfach ausgehende Körnchenstraße ein Kunstprodukt darstellt.

DE BRUYNE (8) glaubte, daß die Eizelle die Nährzellen durch Phagocytose in sich aufnehme, da er anscheinend ganze Nährzellen im Eiplasma gefunden hat. Ähnliche Erscheinungen habe ich ebenfalls angetroffen, aber nur in ältern degenerierenden Eiern. Wir dürfen daher solche Befunde mit Sicherheit als pathologische ansprechen.

In einer neuern Arbeit von E. REUTER (47) über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum* (1907) bieten sich uns bezüglich der Ernährung der Eizelle Verhältnisse dar, die mit denen von *Colymbetes* sehr große Ähnlichkeit zeigen. REUTER unterscheidet zwischen Oocyte und abortiver Oocyte oder Trophocyte, da letztere später als passive Nährzelle verwertet wird. REUTER sagt: „bei *Pediculopsis graminum* ist nun also für die zur Nahrung dienende Oocyte die frühzeitig auftretende Umwandlung des ganzen Plasmas und die damit im Zusammenhang stehende Auflösungserscheinung des Kerns charakteristisch". An den mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Schnitten erkennt er „sehr deutlich, wie von der abortiven Oocyte Substanz in Form kleiner Körnchen in einer schmalen Straße in die normale Oocyte hineintritt und sich hier als rotes Wölkchen mit dem blauvioletten Plasma dieser letzteren vermengt". Die Tatsache, daß der Fortschritt jener Transformation des Plasmas in ganz bestimmtem Verhältnis zu der allmählichen Entleerung des Kernes der abortiven Oocyte steht, scheinen ihm darauf hinzudeuten, daß der Kern an dem genannten Umwandlungsprozeß ganz sicher beteiligt ist, andrerseits das Chromatin dabei eine hervorragende Rolle spielt.

Aus dieser Beschreibung sowie aus einer dazugehörigen Abbildung geht hervor, daß es sich bezüglich des Ernährungsprozesses des Eies durch die abortive Oocyte bei *Pediculopsis graminum* sehr wahrscheinlich um eine prinzipielle Übereinstimmung mit den Dytiscyden, besonders mit *Colymbetes*, handelt.

In den Eiröhren der Hemipteren, in denen sich für sämtliche Eier des Ovarialschlauches nur eine einzige Nährkammer vorfindet, wurden bereits im Jahre 1885 von WILL (56) zwischen

den einzelnen Eiern und der Nährkammer lange Verbindungsstränge festgestellt. Giardina glaubt, daß diese Nährstränge auf eine ursprüngliche direkte Verbindung der Nährelemente mit der Eizelle, ähnlich den Rosetten von *Dytiscus*, zurückzuführen seien. „Es wäre also zu vermuten, daß sich das Band, welches die Nährzellen mit der Eizelle verbindet, nach der Bildung der Rosette sehr verlängert, so daß die Eizelle von den Nährzellen entfernt wird, die letzteren aber in der Endkammer eingeschlossen bleiben, wo sie zum grössten Teil ihrem Untergang entgegengehen und schliesslich das Nährmaterial für die Oocyte liefern." Inwieweit diese an und für sich denkbare Vermutung richtig ist, kann ich nicht entscheiden, da ich keine Hemipterenovarien untersucht habe. Aber ich glaube, daß die Ansicht Giardina's sehr wahrscheinlich zutreffend ist und daß sie bald ihre Bestätigung finden wird.

Zum Schlusse wollen wir noch die Frage erörtern, wie bei den Dytisciden die Kommunikationen zwischen Nährzellen und Eizelle und der Nährzellen untereinander zustande kommen. Um uns über den Ursprung der Kommunikationen und Nährstränge ein klares Bild zu verschaffen, müssen wir nochmals zur Rosette zurückkehren, wie wir sie nach der 4. Differentialmitose in der Endkammer antreffen.

Wir haben früher gesehen, daß in diesem Stadium noch sämtliche Nährzellen an einer Stelle, welche durch die Lage des Spindelrestes gekennzeichnet ist, mit der Eizelle in Verbindung waren. Der Spindelrest stellt also gleichsam eine primitive Kommunikation zwischen Nährzellen und der Eizelle dar. Ja wir dürfen sogar das Endstadium der 1. Differentialmitose als den eigentlichen Ausgangspunkt der Kommunikationen und Plasmastränge betrachten. Wissen wir doch, daß sich die Oogonie bei der 1. Differentialmitose nicht vollständig durchteilt, sondern durch den Spindelrest mit der 1. Nährzelle in plasmatischem Zusammenhang bleibt. In Fig. 31 erkennen wir auch bereits während der 2. Differentialmitose deutlich jenen kleinen Kommunikationsring, der noch die gleiche Färbung aufweist wie die Zellmembran. Durch die 4 aufeinander folgenden Differentialteilungen entstehen 4 solcher direkten Verbindungen mit der Eizelle, die sich aber, wie wiederholt hervorgehoben wurde, schließlich in der Gegend des Hauptspindelrestes zu einer einzigen großen Kommunikation vereinigen. In der so entstandenen Rosette verlieren aber bei der weitern Ent-

wicklung die meisten Nährzellen ihren direkten Zusammenhang mit der Eizelle, indem sie beim Wachstum infolge Raummangels von derselben abgedrängt werden. Für gewöhnlich sehen wir in der Eiröhre nur noch 4 Zellen in direktem Zusammenhang mit der Oogonie.

Wenn wir diese Verhältnisse berücksichtigen, liegt der Gedanke nahe, daß diese 4 Kommunikationen den ursprünglichen der 4 Differentialteilungen entsprechen und daß in Wirklichkeit überhaupt keine Verschmelzung, sondern eine einfache Aneinanderlagerung jener primären Verbindungsstränge statthabe. Wir könnten uns vorstellen, daß bei der intensiven Tinktion des Spindelrestes in diesem Stadium das Bild undeutlich wird, daß eine exakte Unterscheidung nicht möglich ist. Wenn die Annahme einer Aneinanderlagerung der 4 primären Kommunikationen richtig ist, können wir uns die 4 spätern Kommunikationen durch ein einfaches Auseinanderweichen während des Wachstums der Rosette entstanden denken. Ähnlich ließen sich auch die Plasmaverbindungen der Nährzellen untereinander auf die unvollständigen Teilungen während der Differentialmitosen zurückführen. Der Spindelrest, der bei *Dytiscus* gleich nach der letzten Differentialteilung seine zirkumskripte Gestalt verliert und mehr und mehr an Intensität der Färbung einbüßt, erhält sich bei *Colymbetes* ziemlich lange (Fig. 70). Wie diese Figur zeigt, strömt das gesamte Nährmaterial im Spindelrest zusammen, und an seiner Stelle sehen wir zuletzt den typischen sehr auffälligen Nährsubstanzbezirk vor dem Keimbläschen. Wir konstatieren hierbei, daß der Spindelrest, in welchen die Nährstränge schon gesondert eintreten, noch deutlich abgegrenzt ist und seine ursprüngliche Färbung zum Teil noch gewahrt hat. Durch den beständigen Zutritt von neuem chromatischen Körnchenmaterial nimmt er allmählich jene dunkel blaugrüne Färbung an, die dem Nährsubstanzhof bei *Colymbetes* eigentümlich ist. Möglicherweise spielt also das differenzierte Plasma des Spindelrestes bei der Auflösung und Transformation der chromatischen Nahrungselemente eine aktive Rolle.

Die Figg. 70 u. 81—83 geben Stadien, welche veranschaulichen, wie die meisten Nährzellen der Rosette bei der Entwicklung allmählich immer mehr von der Eizelle abgedrängt werden und wie dadurch lange Nährstränge zustande kommen, die sogar durch das Plasma einiger Nährzellen hindurchlaufen. Es secernieren nämlich, wie wir wissen, alle Nährzellen in gleichem

Maße durch ihren Chromidialapparat Nährsubstanz, und dementsprechend sehen wir den Nährstrom von seinem Ursprung bis ins Eiplasma hinein beständig an Intensität gewinnen und die Zahl der Granula sich mehren. Da sich die Zellen im Nährfach meist in 3 Reihen hintereinander anordnen, müssen die Nährstränge, die in der obersten Nährzellenreihe entspringen, stets 2 darunterliegende Nährzellen passieren, wie aus den oben erwähnten Figuren deutlich zu sehen ist. In jüngern Stadien verlaufen diese Nährstränge auf dem kürzesten Wege in einer annähernd geraden Linie zur Oocyte, während wir später beobachten, daß diese Anordnung verloren geht. In Fig. 86 erkennen wir, daß die Nährstränge, wie wir sie zuerst fanden, verschwunden sind und daß sich zwischen den einzelnen Zellen nur noch plasmatische Brücken zeigen, welche ein Hindurchtreten des Nährmaterials in die Nachbarzelle und von da in die Eizelle gestatten. Da diese Kommunikationen, je ältere Stadien wir vor uns haben, immer kleiner und unscheinbarer werden, und da auch die fibrillären Plasmastränge durch den allgemein dunklern Eindruck, den das gesamte Cytoplasma in den Nährzellen wie in der Eizelle macht, immer weniger scharf hervortreten, erkennen wir nur noch an einzelnen Körnchen, die in unmittelbarer Nähe der Kommunikation sich vorfinden, daß auch hier die Funktion der Nährzellen noch nicht erloschen ist. Fig. 86 zeigt ein solches Stadium. Aber sobald das Ei eine gewisse Größe erreicht hat, sind keine Kommunikationen mehr nachweisbar, und im ganzen Nährfach treten degenerative Prozesse auf. Bei *Dytiscus* wäre noch eine Besonderheit zu erwähnen, die wir in jungen Entwicklungsstadien regelmäßig antreffen und die sich auch in den Figg. 81—83 und den Photogrammen Fig. 92 u. 93 deutlich zeigt. Es ist dies eine Ansammlung von Vacuolen am Nährzellpol des Keimbläschens. Diese Vacuolen sind mit den aus dem Nährfach übergetretenen Chromatinpartikelchen an ihrer ganzen Oberfläche bedeckt, und das zwischen ihnen liegende Eiplasma zeigt eine sehr intensive dunkle Färbung, welche jedenfalls durch Auflösung der feinen Granula bedingt wird. Allem Anscheine nach stammen diese Vacuolen aus dem Keimbläschen und mögen wohl mit der Assimilation des Nährmaterials in Beziehung stehen. Da alle Erscheinungen am Keimbläschen in einer besondern Arbeit abgehandelt werden sollen, will ich hier von einer eingehenden Beschreibung absehen.

Rostock, Juli 1909.

Am Ende meiner Untersuchungen ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. WILL, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit verdanke, sowohl für die gütige Überlassung seines frühern Materials als ganz besonders für das dieser Arbeit in so reichem Maße entgegengebrachte Interesse und die liebenswürdige Weise, mit der er den Fortgang meiner Untersuchungen leitete, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Auch Herrn Prof. Dr. SPEMANN bin ich für praktische Winke und Ratschläge zu herzlichem Danke verpflichtet.

Anhang.

Erst nach Abschluß meiner Arbeit kam mir eine soeben erschienene Arbeit von BUCHNER [1]) über die Ovogenese von *Gryllus* zu Gesicht, die ich für eine weitere Bestätigung der Vermutung GIARDINA's halte, daß Differentialmitosen sehr wahrscheinlich in der Oogenese aller Insecten vorkommen.

Die figg. 99—115 (tab. 20) von BUCHNER geben Bilder wieder, wie auch ich sie bei *Dytiscus* zu gewissen Zeiten angetroffen habe und die ich auf Grund meiner Beobachtungen als abnorme bezeichnen muß. Was BUCHNER hier als „accessorisches Chromosom" beschreibt, ist sicher die gleiche Erscheinung, die uns bei *Dytisciden* in dem chromatischen Ringe entgegentritt. Die große Variabilität des „accessorischen Chromosoms" in Form und Konsistenz bei den Mitosen, ferner die Verklumpungen der Chromosomen und ihre Verschmelzung in der Telophase, das Fehlen der Multiplikationsteilungen und endlich die Tatsache, daß BUCHNER selbst gesteht: „Den nächsten Moment [der Entwicklung] in den Präparaten zu finden, gelang nicht", sind für mich sichere Anzeichen, daß der Autor Ovarien untersucht hat, die nicht den normalen Entwicklungsverlauf zeigen, sondern sehr wahrscheinlich solche, deren Eibildung aus irgendeinem Grunde sistiert und die deshalb degenerative Vorgänge in der Endkammer in Erscheinung treten lassen. Man vergleiche nur beispielsweise die fig. 111 von *Gryllus* mit der von mir gegebenen Fig. 52 von *Dytiscus*. Es wird jedermann zugeben, daß diese beiden Abbildungen sich im wesentlichen vollkommen gleichen,

1) Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion, in: Arch. Zellforschung, Vol. 3, 1909.

und zwar sind es Bilder, wie ich sie nie in normalen Endkammern gefunden habe, dagegen sehr häufig in solchen, die reife Eier enthielten, in denen aber das Wachstum und die Fortentwicklung der Oogonien sistierte. Daß es sich aber bei *Gryllus* um einen den Dytisciden sehr ähnlichen Eibildungsprozeß handelt, geht aus der von Buchner beschriebenen Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern, der Form des sog. akzessorischen Chromatinkörpers, der Lage desselben außerhalb der Spindel während der Mitose und seiner Abwanderung nach dem einen Pol, mit Sicherheit hervor.

Literaturverzeichnis.

1. BESSELS, Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 17, 1867.
2. BONNEVIE, K., Ueber die Chromatindiminution bei Nematoden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 36, 1901.
3. BOVERI, TH., Ueber die Differenzierung der Zellkerne bei Furchung des Eies von Ascaris megaloceph., in: Anat. Anz., Aug. 1887.
4. —, Zellstudien. II. Die Furchung und Teilung des Eies von Ascaris megaloceph., Jena 1888.
5. —, Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megaloceph. etc., in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 8, 1842.
6. —, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
7. BRANDT, A., Die Ernährung und das Wachstum des Dotters im Insektenei, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.
8. DE BRUYNE, C., Sur l'intervention de la phagocytose dans le développement des invertébrés, in: Mém. couronnés Acad. Sc. Belgique, 1898.
9. —, Contribution à l'étude physiologique de l'amitose, in: Livre jubilaire dédié à CHARLES VAN BAMBEKE, Bruxelles 1899.
10. BUCHNER, P., Das accessorische Chromosomen in Spermagenese und Oogenese (Oogenese von Gryllus), in: Arch. Zellforschung, Vol. 3, 1909.
11. CLAUS, C., Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14, 1864.
12. DRIESCH, H., Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere, in: Ergebn. Anat. Entw., 1898, Vol. 8.

13. Giardina, A., Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 18, 1901.

14. —, Sui primi stadii dell' ovogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi, in: Anat. Anz., p. 21, 1902.

15. Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1904.

16. Goldschmidt, R. und M. Popoff, Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle, in: Arch. Protistenkunde, Vol. 8, 1907.

17. Gross, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage, in: Z. wiss. Zool., 1901, Vol. 59.

18. —, Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat., 1903.

19. Haecker, V., Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus, ibid., Vol. 5, Anat., 1892.

20. —, Die Vorstadien der Eireifung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 45, 1895.

21. —, Die Keimbahn von Cyclops, ibid., Vol. 49, 1897.

22. —, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, Jena 1899.

23. Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.

24. Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe, Jena 1898.

25. Hertwig, R., Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenkunde, Vol. 1, 1902.

26. —, Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Ctrbl., Vol. 23, 1903.

27. —, Ueber den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 1907.

28. —, Ueber Probleme der Zellenlehre, in: Arch. Zellforschung, Vol. 1, 1908.

29. Heymons, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L., in: Z. wiss. Zool., 1891, Vol. 53.

30. —, Die Embryonalentwickelung von Dermapteren, Jena 1895.

31. Korschelt, E., Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente der Insektenovarien, in: Zool. Anz., Jg. 8, 1885.

32. —, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43, 1886.

33. —, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Syst., 1889.

34. KORSCHELT E. und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgem. Teil, II., Jena 1903.

35. KOUJAWSKI, C., Note sur les transformation dans les oeufs d'insectes lors de leur développement, in: Bibliogr. anat., 1898, Vol. 6.

36. LÉCAILLON, A., Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des insectes. I. Culex pipiens L., in: Bull. Soc. entomol. France, 1900, No. 4. II. Campodea Staphylinus WESTW., ibid., No. 7.

37. LEUCKART, R., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyenlarve, in: Arch. Naturg., Jg. 31, Bd. 1, 1865.

38. LUBBOCK, G., On the ova and pseudova of Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 149, 1859.

39. LUDWIG, H., Die Eibildung im Thierreiche, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 1, 1874.

40. LEYDIG, F., Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustand, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1888.

41. METSCHNIKOW, E., Embryologische Studien an Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14.

42. MEVES, FR., Ueber eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Oocyten von Salamandra maculosa, in: Anat. Anz., Vol. 10, 1895.

43. MEYER, H., Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtsteile bei den Lepidopteren, in: Z. wiss Zool., Vol. 1, 1849 (Zitat von KORSCHELT).

44. PAULCKE, W., Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1900.

45. PÉREZ, J., Sur l'histogénèse des éléments contenus dans les gaines ovigères des insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 102, p. 181—183.

46. PREUSSE, F., Ueber die amitotische Kernbildung in den Ovarien der Hemipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 49.

47. REUTER, E., Über die Eibildung bei der Milbe Pediculopsis graminum. Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung. in: Festschr. PALMÉN, Helsingfors 1907.

48. ROUX, W., Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren, Leipzig 1883.

49. PALMÉN, Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei den Insekten, Helsingfors 1884 (Zitat von KORSCHELT).

50. SABATIER, A., Sur la morphologie de l'ovaire chez les Insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 102, p. 61—63; p. 267—269.

51. SCHNEIDER, A., Ueber die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Insecten, in: Zool. Beitr., Vol. 1, 1883.

52. —, Die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Insekten, ibid., Vol. 1, 1885.

53. Stein, F., Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer, Berlin 1847.

54. Tichomirof, A., Bau der Sexualdrüsen und Entwicklung der Sexualproducte bei Bombyx mori, in: Zool. Anz., 1880, Vol. 3.

55. Weismann, A., Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung, Jena 1885.

56. Will, L., Bildungsgeschichte und morphologischer Wert des Eies von Nepa cinerea L. und Notonecta glauca L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.

57. —, Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von Colymbetes fuscus L., ibid., Vol. 43, 1886.

58. Wilson, F., Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic in Hemiptera, in: Journ. exper. Zool., Vol. 2, 1905.

59. —, Studies on chromosomes. III. The sexual differences of the chromosome groups in Hemiptera, with some consideration on the determination and inheritance of sex., ibid., Vol. 3, 1906.

60. Woltereck, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64, 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Oog Oogonie	*Nzl* Nährzelle
Dffm Differentialmitose	*Epth* Epithel
Spr Spindelrest	*Epl* Epiplasma
Exl Eizelle	*Npl* Nährzellplasma

Die Figg. 1 u. 1a sind Zeichnungen von Herrn Prof. Dr. WILL vom Jahre 1886. Sämtliche farbigen Figuren sind, wo nichts anderes bemerkt, unter LEITZ Apochromat-Ölimmersion II mit ZEISS-Prisma in Objekttischhöhe entworfen und genau nach den Präparaten mit Indigo und Pflanzengrün ausgeführt. Die Photogramme wurden unter Benutzung eines LEITZ'schen Mikroskops hergestellt.

Tafel 1.

Fig. 1. Längsschnitt durch die obere Portion einer Eiröhre von *Dytiscus*, welche in der Endkammer eine helle jüngere und eine dunkle ältere Zone aufweist. Erklärung im Text (WILL, 1886).

Fig. 1a. Knospungsprozeß der Oogonien. *Colymbetes* (WILL, 1886).

Fig. 1b. Längsschnitt durch eine Eiröhre eines Mai-Ovariums von *Dytiscus latissimus*. Epithelpfropf zwischen Endkammer und der Tube. LEITZ Apochrom. IV, LEITZ Ok. I.

Fig. 2. Querschnitt durch den Endfaden beim Übergang in die Endkammer; zeigt in der Mitte die Zentralachse quer getroffen. *Dytiscus*. Komp. Ok. 8.

Fig. 3. Indifferente Oogonie in Teilung. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 4 u. 5. Entstehung des Spindelrestes aus den äquatorialen Fäden der Kernspindel. Fig. 4. 1. Multiplikationsmitose. Fig. 5. Ältere Multiplikationsmitose. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 6a u. b. 2 aufeinanderfolgende Schnitte schräg durch die Äquatorialplatte einer in Teilung begriffenen Oogonie. Henkelform der Chromosomen. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 7. Entstehung des Spindelrestes. Plasmabrücke zwischen den Tochteroogonien. *Dytiscus*. Komp. Ok. 18.

Fig. 8. Gruppe von 4 Oogonien mit einander zugewandten Spindelresten; aus einer Oogonie hervorgegangen. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 9. Beginn der Differenzierung des Kernchromatins in der Oogonie. *Dytiscus*. Komp. Ok. 18.

Fig. 10. Bei der stärksten Vergrößerung (Apochr. Ölimm. II und Komp. Ok. 18) und ausgezogenem Tubus entworfen. Zeigt den Diminutionsvorgang bei der Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern. *Dytiscus*.

Fig. 11 u. 12. Die Halbmondform der differenzierten chromatischen Masse im Oogonienkern. *Dytiscus*. Komp. Ok. 18.

Tafel 2.

Fig. 13—23 Komp. Ok. 18. Fig. 24—31 Komp. Ok. 12.

Fig. 13—16. Stadien der Chromatindifferenzierung im Oogonienkern bei *Colymbetes*.

Fig. 17. 2 Strahlungen im Cytoplasma der Oogonie vor Ablauf der Differenzierung im Oogonienkern. *Colymbetes*.

Fig. 18 u. 19. Endstadien der Differenzierung des Chromatins im Oogonienkern von *Colymbetes*.

Fig. 20. a) Chromatindiminution im Oogonienkern. b) Beginn der 1. Differentialmitose. *Dytiscus*.

Fig. 21. 1. Differentialmitose. Stadium der Metaphase. *Colymbetes*.

Fig. 22. 1. Differentialmitose. Der kontinuierliche chromatische Ring, von dem einen Spindelpol aus gesehen. *Dytiscus*.

Fig. 23. 1. Differentialmitose. Die chromatische Ringmasse innerhalb der Vacuole über dem einen Pol der Kernspindel. *Dytiscus*.

Fig. 24, 26, 28. Je 2 Oogonien im gleichen Stadium der Differentialmitose nebeneinander. Der chromatische Ring tritt in gleicher Höhe mit dem Teilungskern in die Tochterzelle ein, welche den Spindelrest enthält. *Colymbetes*.

Fig. 25. 1. Differentialmitose; zeigt die körnige Struktur des chromatischen Ringes. *Colymbetes*.

Fig. 27 u. 28. Endstadien der 1. Differentialmitose, welche die quantitativ ungleichen Teilhälften zeigen.

Fig. 29 u. 30. 2. Differentialmitose. Stadien der Metaphase. *Colymbetes*.

Fig. 31. 2. Differentialmitose bei *Dytiscus*. Der Spindelrest stellt die cytoplasmatische Kommunikation zwischen Oogonie und der 1. Nährzelle her.

Tafel 3.

Fig. 32—45 Komp. Ok. 12. Fig. 32—41 *Colymbetes.* Fig. 42—45 *Dytiscus.*

Fig. 32—34. Endstadien der 2. Differentialmitose. Unregelmäßige Lage der Tochterzellen.

Fig. 35 u. 36. Vereinigung der Nährzellen am Spindelrestpol der Oogonie. 3. Differentialmitose.

Fig. 37. 2 gleiche Stadien der 3. Differentialmitose auf demselben Schnitt nebeneinander sichtbar.

Fig. 38 u. 39. 4. Differentialmitose. In beiden Figuren sind je 2 zugehörige Nährzellen des folgenden Schnittes mit einem einfachen Kontur angedeutet.

Fig. 40a u. b. 4. Differentialmitose. 2 zusammengehörige Zellengruppen. Fig. 40b wieder aus 2 Schnitten kombiniert. Die Zellen α und β der beiden Figuren sind identisch.

Fig. 41. Endstadium der 4. Differentialmitose. Unregelmäßige Anordnung der 16 Tochterelemente. Aus 3 Schnitten kombiniert.

Fig. 42. Nährzellgruppe mit 2 quergetroffenen plasmatischen Stielchen, die sie mit der Oocyte verbinden.

Fig. 43—45. Rosetten von *Dytiscus* nach Ablauf der Differentialmitosen. Von den 15 Nährzellen sind auf demselben Schnitt immer nur einige sichtbar. Die Nährzellen durch Stielchen am Spindelrestpol der Eizelle vereinigt und mit der letztern verbunden.

Tafel 4.

Fig. 46—58 *Dytiscus.* Fig. 59—60 *Colymbetes.* Fig. 61—64 *Acilius.*

Fig. 46 u. 47. Rosetten mit Tetraden in den Nährzellkernen; in Fig. 47 auch im Keimbläschen Tetraden, welche die chromatische Masse umlagern. Komp. Ok. 8.

Fig. 48. Ältere Rosette mit breiter gemeinsamer cytoplasmatischer Kommunikation der Nährzellen mit der Eizelle. Komp. Ok. 6.

Fig. 49. Rosette aus der Endkammer eines November-Ovariums in Degeneration. Komp. Ok. 8.

Fig. 50. Abnorme Rosette. Der längliche Kern entstanden durch Verschmelzung einiger Nährzellkerne. Das Chromatin des Keimbläschens ist in eine chromatische Kugel verwandelt. Komp. Ok. 12.

Fig. 51 u. 52. Anormale Bilder der 1. Differentialmitose. Komp. Ok. 12.

Fig. 53. Oocyte mit zugehörigen Nährzellkernen im gemeinsamen Cytoplasma. Die Kerne in Auflösung begriffen. Komp. Ok. 12.

Fig. 54—58. Multipolare Mitosen entstanden durch Teilung abnormer Rosetten, in denen Keimbläschen und Nährzellkerne in einem gemein-

samen Cytoplasma liegen. Fig. 55 Komp. Ok. 8. Fig. 54, 57, 58 Komp. Ok. 12.

Fig. 59. Mitose im Follikelepithel entgegen der HERTWIG'schen Regel. Komp. Ok. 12.

Fig. 60. Mehrschichtiges Epithel mit Mitosen am untern, von den Nährzellen abgewandten Eizellpol. Etwa Mitte der Eiröhre. Komp. Ok. 6. (Verkleinert.)

Fig. 61. Tetraden in den Nährzellkernen. Komp. Ok. 18.

Fig. 62. Diaden im Nährzellkern. Komp. Ok. 18.

Fig. 63 u. 64. Tetraden in Rosetten von *Acilius*. Komp. Ok. 8.

Tafel 5.

Fig. 65. Nährzellen mit Tetraden an der Kernperipherie. *Dytiscus*. Komp. Ok. 8.

Fig. 66. Nährzelle von *Colymbetes*. Die Tetraden in Auflösung begriffen. Komp. Ok. 18.

Fig. 67. Ältere Nährzellen aus dem mittlern Abschnitt einer Eiröhre von *Colymbetes*. In Zelle a Tetraden noch deutlich zu erkennen. Zelle b zeigt das Auflösungsstadium dieser Tetradengeneration daneben. Komp. Ok. 12.

Fig. 68. Noch ältere Nährzelle aus dem obersten Abschnitt einer Nährkammer. Kern von feinen Plasmafibrillen umgeben, die mit Chromidien besetzt sind. *Colymbetes*. LEITZ Ok. III.

Fig. 69. Nährzelle von *Colymbetes* bei schwächerer Vergrößerung zeigt die feingranulierte Beschaffenheit der chromatischen Elemente des Kerns. LEITZ Ok. I.

Fig. 70. Rosette innerhalb des Ovarialschlauches. Die Nährzellen, von der Eizelle abgedrängt, bleiben mit dieser durch Plasmastränge in Verbindung. *Colymbetes*. LEITZ Ok. I.

Fig. 71. Kommunikation zwischen Nährzellen und Eizelle. Das Nährmaterial ergießt sich in einem Körnchenstrom durch die Kommunikation in die Eizelle. *Colymbetes*. Komp. Ok. 8.

Fig. 72. Eizelle mit Nährsubstanzhof an dem den Nährzellen zugewandten Pole. Vom Kern der linken Nährzelle ausgehend verläuft ein deutlicher Nährstrang in die Eizelle. *Colymbetes*. Cylinderepithel im Bereiche der Eizelle. LEITZ Ok. I.

Fig. 73. Dieselbe Nährzelle wie in der vorhergehenden Figur bei stärkerer Vergrößerung. Cytoplasma und besonders der Nährstrang dicht mit Chromidien erfüllt. *Colymbetes*. Komp. Ok. 12.

Fig. 77. Austritt chromatischer Elemente aus dem Nährzellkern in das umgebende Plasma. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18.

Fig. 78—80. Austritt chromatischer Elemente aus Nährzellkernen von *Dytiscus*. Fig. 79 u. 80 zeigen die Chromatinkörnchen außerhalb

des Kerns. In Fig. 78 sehen wir durch Auflösung und chemische Umwandlung der ausgetretenen Körnchen an der Kernperipherie einen chromatischen Rahmen entstehen. Komp. Ok. 8.

Tafel 6.

Fig. 74. Nährzelle mit Nährstrang und Chromidien. *Colymbetes*. Komp. Ok. 8.

Fig. 75. Von der Eizelle abgewandter Pol einer Nährzelle bei der stärksten Vergrößerung. Konzentrische Anordnung der den Kern umgebenden Fibrillen. Das Liningerüst des Kerns läßt sich deutlich ins Plasma hineinverfolgen. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18 und ausgezogener Tubus.

Fig. 76. Zeigt dieselben Verhältnisse wie die vorhergehende Figur an dem der Eizelle zugewandten Nährzellpol. Nährstrang und Kommunikation. *Colymbetes*. Komp. Ok. 18. (Tubus ausgezogen.)

Fig. 81—83. Eizellen mit zugehörigen Nährzellen innerhalb der Eiröhre. Sämtliche Nährzellen stehen durch Nährstränge mit der Oocyte in Verbindung. *Dytiscus*.

Fig. 84. Nährfach aus dem mittlern Abschnitt einer Eiröhre von *Dytiscus*. Die Nährzellen stehen durch Plasmastränge miteinander in Verbindung. Leitz Ok. III. (Verkleinert.)

Fig. 85. Kommunikation zwischen Ei- und Nährzelle von *Dytiscus*. Im Nährstrang finden sich spärliche chromatische Körnchen. Der kleine chromatische Kommunikationsring quer getroffen. Umschlagstelle der Membran. Komp. Ok. 18.

Fig. 86. Kommunikationen zwischen ältern Nährzellen und der Eizelle bei *Dytiscus*. Leitz Ok. I.

Tafel 7.

Photogramme.

Fig. 87 u. 88. Längsschnitte durch Eiröhren von *Colymbetes* bei schwächerer Vergrößerung photographiert. Zeigen das Alternieren von Eizellen mit je einer Gruppe von Nährzellen innerhalb des Ovarialschlauches. Nährstränge deutlich sichtbar.

Fig. 89—91. Kommunikationen und Nährstränge zwischen Ei- und Nährzellen. Nährsubstanzhof vor dem Keimbläschen. *Colymbetes*. Stärkere Vergrößerung.

Fig. 92—95. Längsschnitte durch Eiröhren von *Dytiscus*. Zeigen ebenfalls die Kommunikationen und Nährstränge. Fig. 93 ist dasselbe Bild wie die farbige Fig. 81.

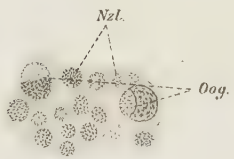
Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

Lebenslauf.

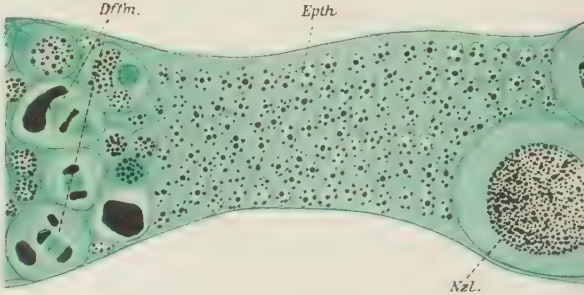
Geboren am 15. Juni 1883 als Sohn des Küfermeisters und Gutsbesitzers Georg Jakob Günthert zu Nußdorf bei Landau, besuchte ich das humanistische Gymnasium in Landau (Pfalz) und in Weißenburg (Elsaß). Herbst 1902 verließ ich das Gymnasium, um mich dem Studium der Zahnheilkunde zu widmen. Die beiden ersten Semester praktizierte ich bei Herrn Zahnarzt Dr. Mühl-Kühner in Landau. W.-S. 1903 1904 —W.-S. 1904 1905 war ich in Heidelberg bei der medizinischen Fakultät immatrikuliert und hörte neben medizinischen auch naturwissenschaftliche Vorlesungen. S.-S. 1905 bezog ich die Universität Würzburg, beendete daselbst meine Spezialstudien und bestand im Oktober 1905 das zahnärztliche Staatsexamen. November 1905—1906 diente ich als Einjährig-Freiwilliger im Kgl. bayr. 9. Inf.-Regt. „Wrede“ in Würzburg. W.-S. 1906 bis Ende S.-S. 1909 setzte ich meine naturwissenschaftlichen und philosophischen Studien an der Universität Rostock fort. Nachdem ich im Frühjahr 1907 die Übung A und Herbst 1908 die Übung B beim Kgl. bayr. 18. Inf.-Regt. „Prinz Ludwig Ferdinand“ in Landau mit Erfolg abgeleistet hatte, wurde ich im Januar 1909 zum Leutnant der Reserve bei demselben Regiment befördert. In den großen Universitätsferien 1907 vertrat ich Herrn Hofzahnarzt J. Schmid in Baden-Baden, und im Jahre 1908 war ich wiederholt Vertreter von Herrn Hofzahnarzt Th. Wörpel in Rostock. Zuletzt November und Dezember 1909 war ich Assistent am geologischen Institut der Universität Rostock.

1.

1a

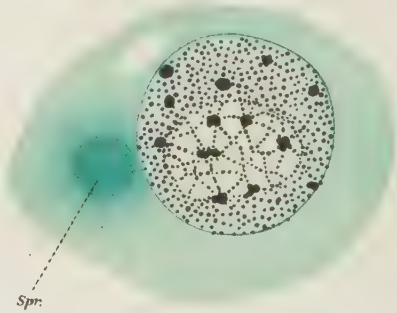


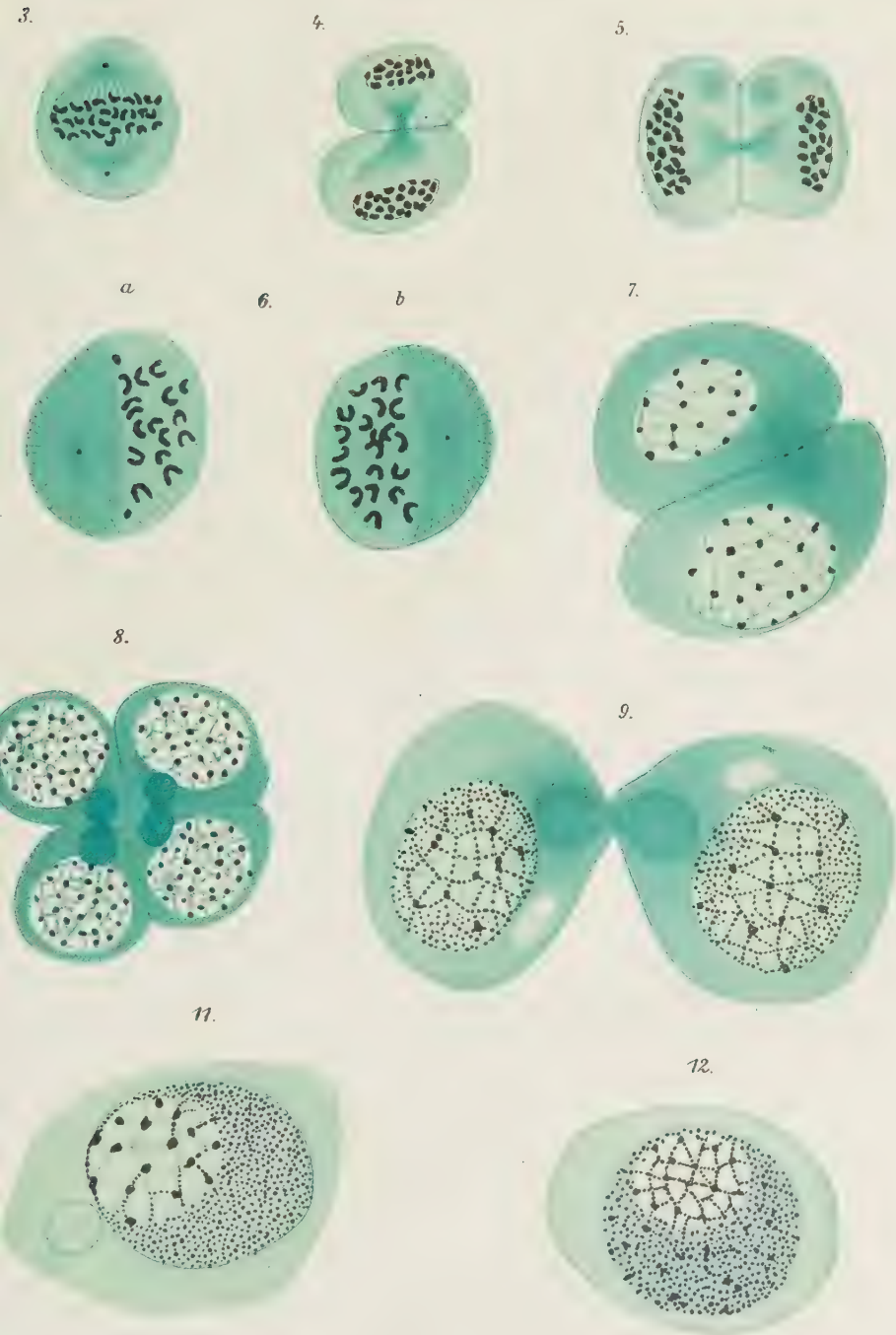
1b



2.

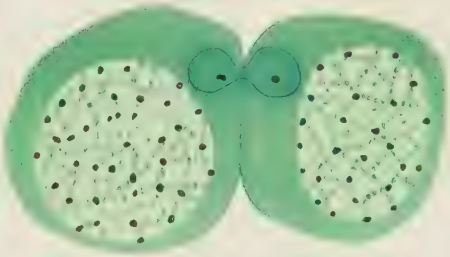
10.



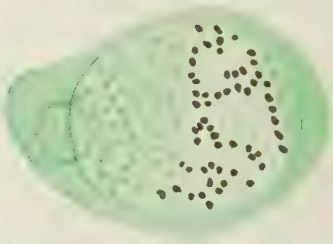


P. Weise, Lith., Jena.

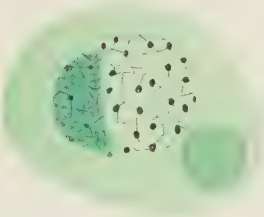
13.



14.



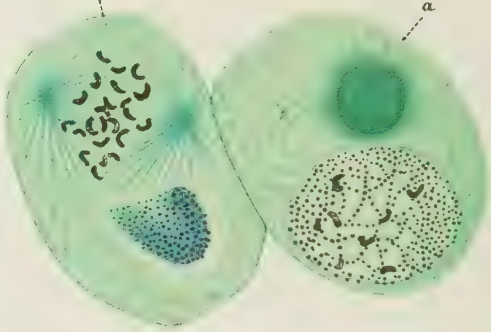
18.



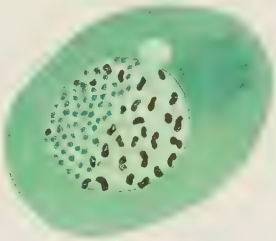
b

20.

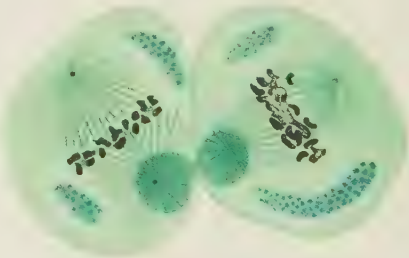
a



19.

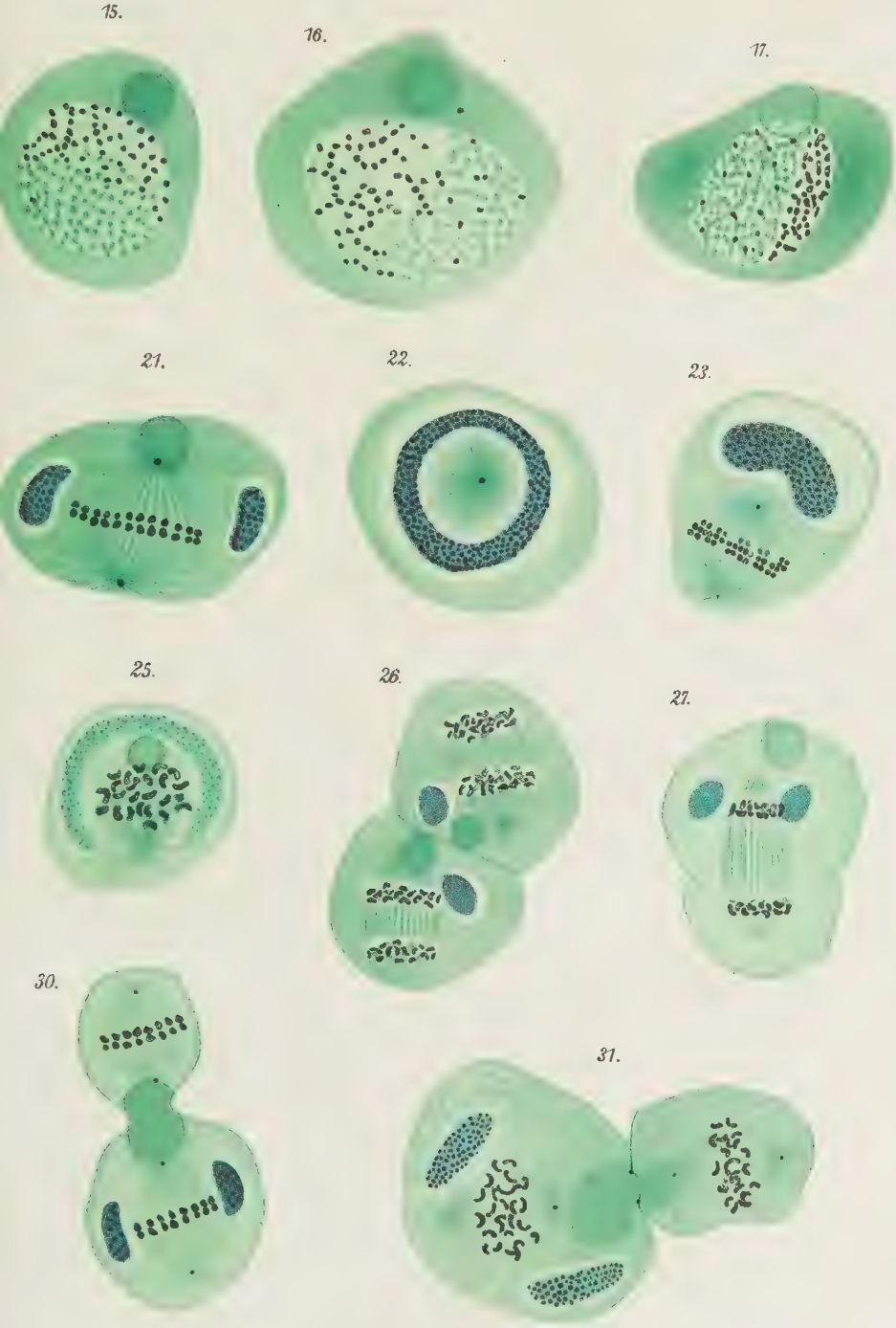


24.



28.

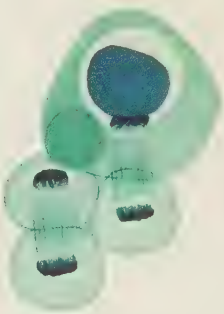
29.



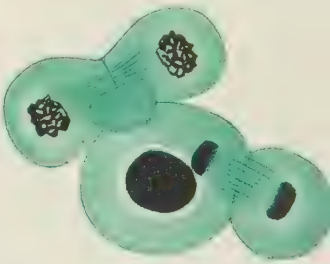
P. Weise, Lith., Jena.

32.

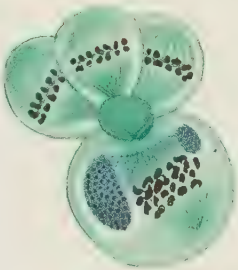
33.



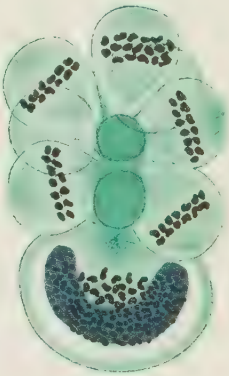
34.



36.

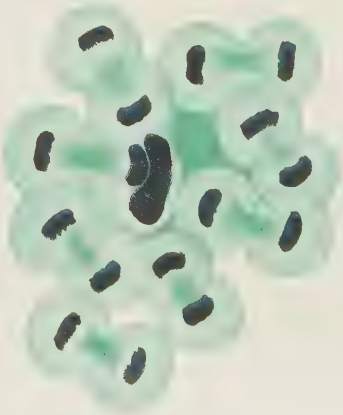


38.

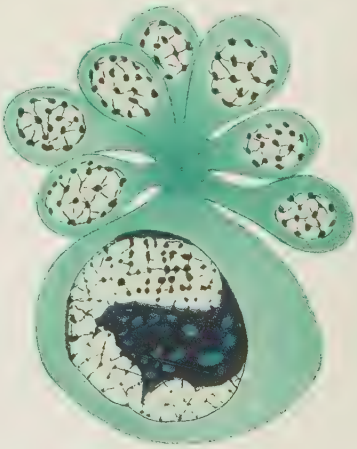


39.

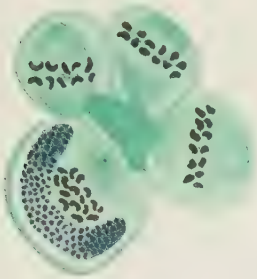
41.



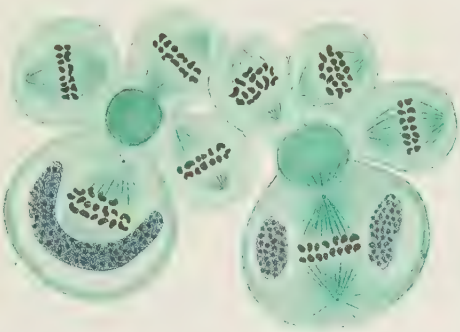
43.

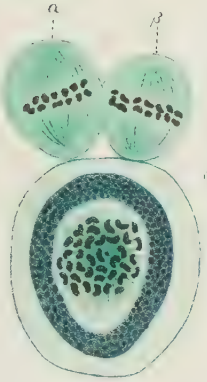


35.

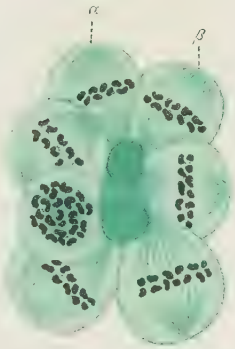


37

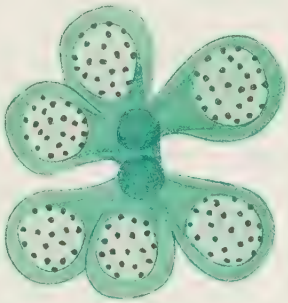




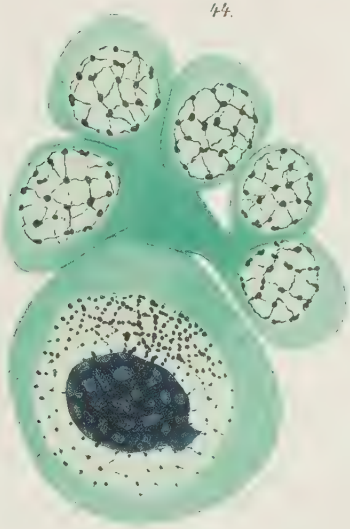
40.



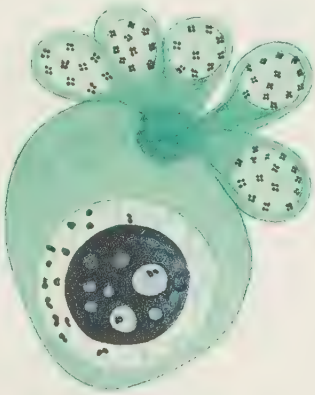
42.

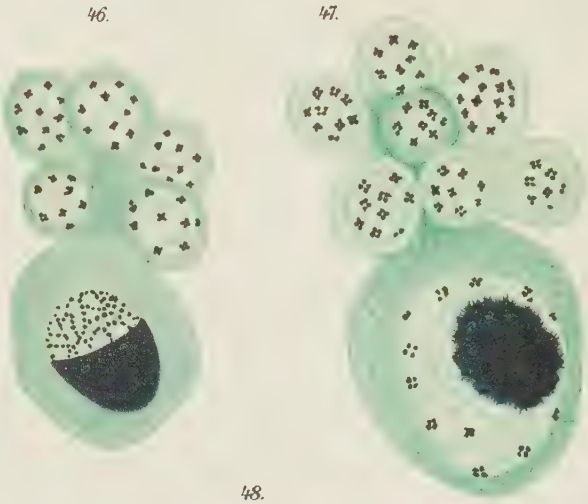


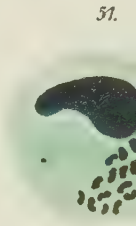
44.

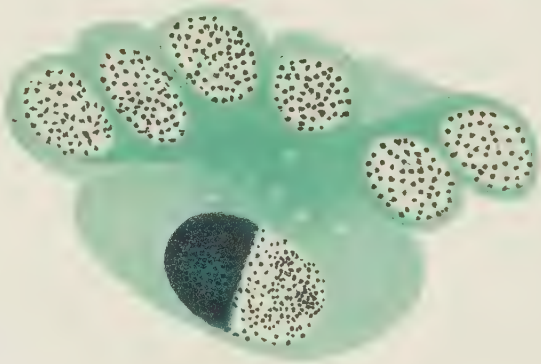


45.

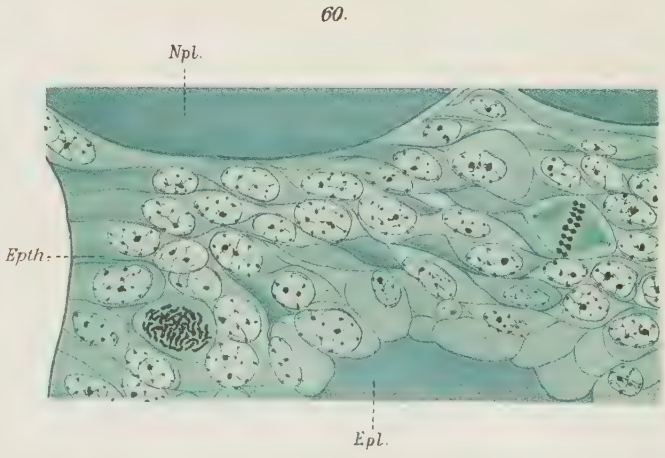



46.
47.
49.


51.

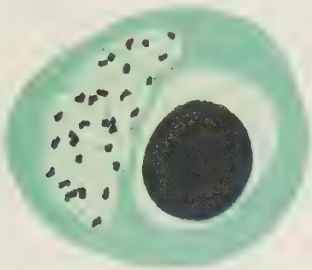

48.

52.

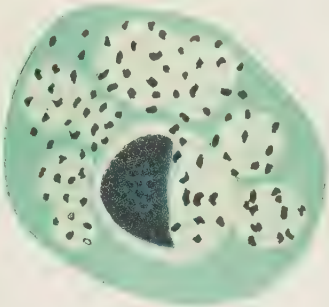

60.
Npl.
Epth.
Epl.

59.
Epl.

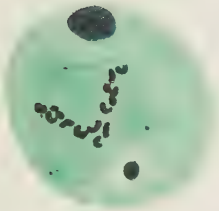
50.



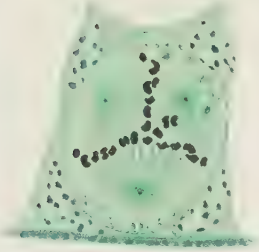
53.



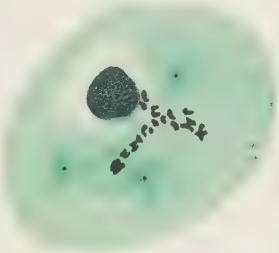
54.



55.

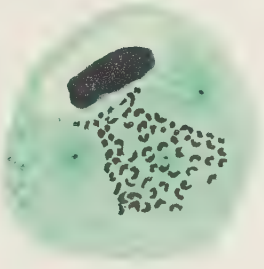


56.

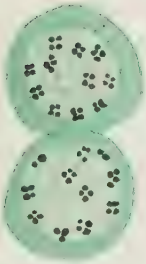


58.

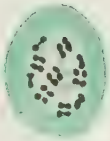
57.



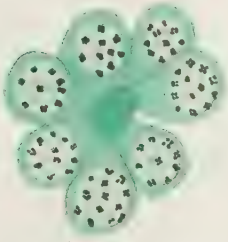
61.



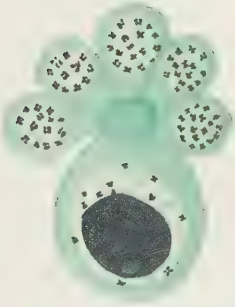
62.



63.

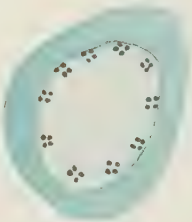


64.

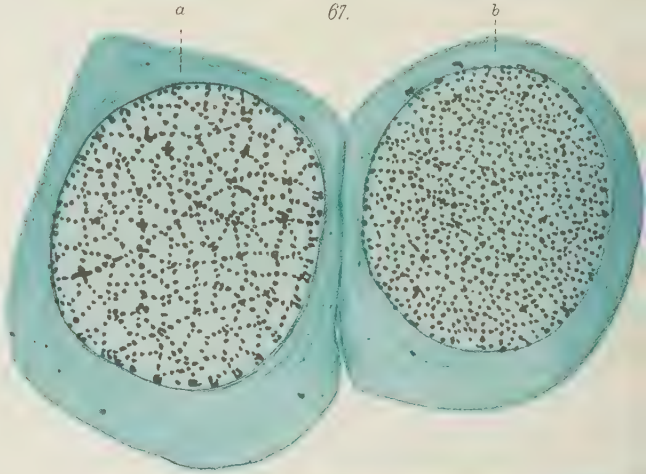


P. Weise, Lith., Jena.

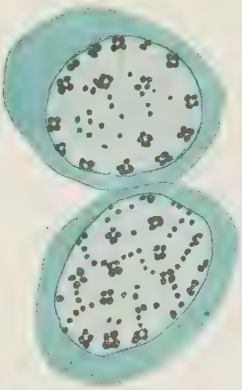
65.



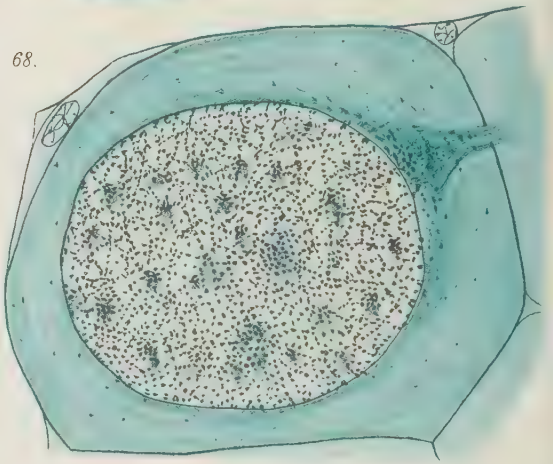
67.



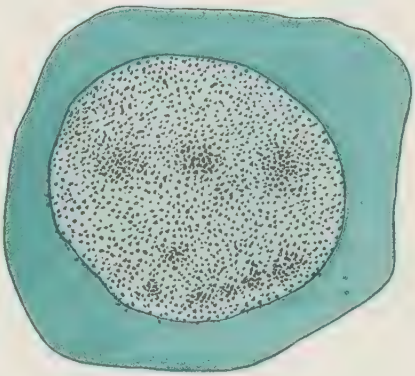
66.



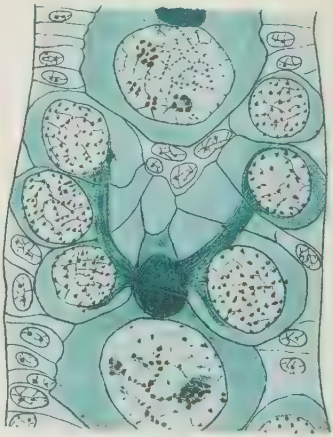
68.



69.

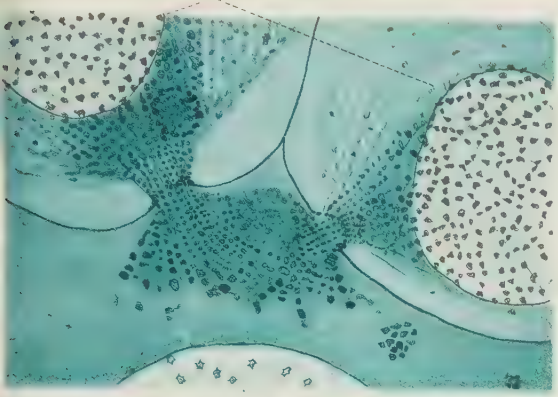


70.

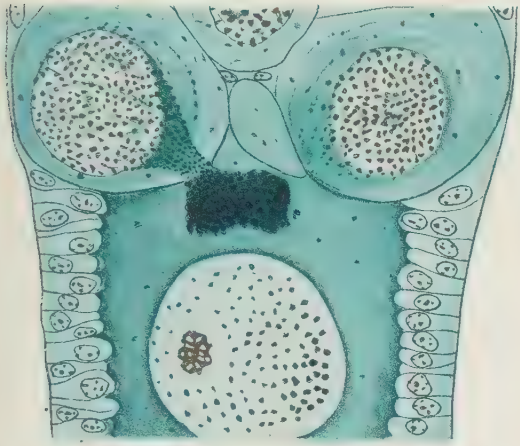


Nzl.

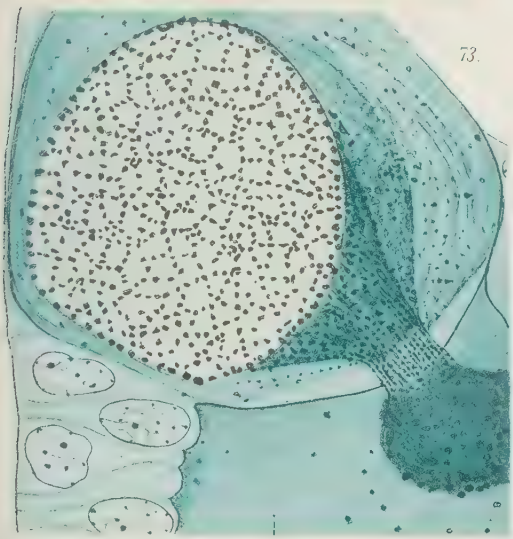
71.



72.

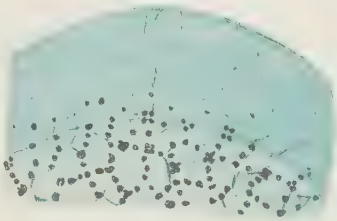


73.

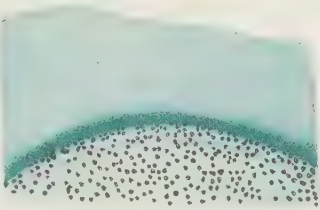


Epl.

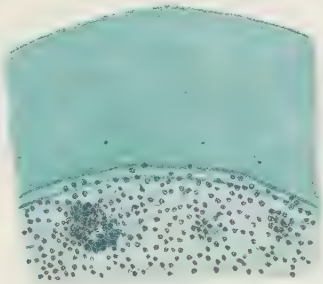
77.



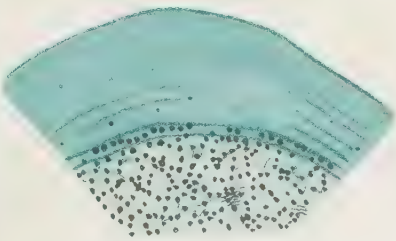
78.



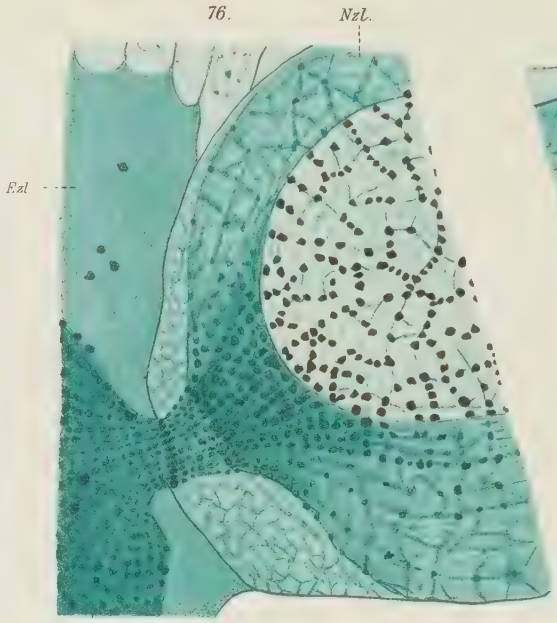
79.



80.

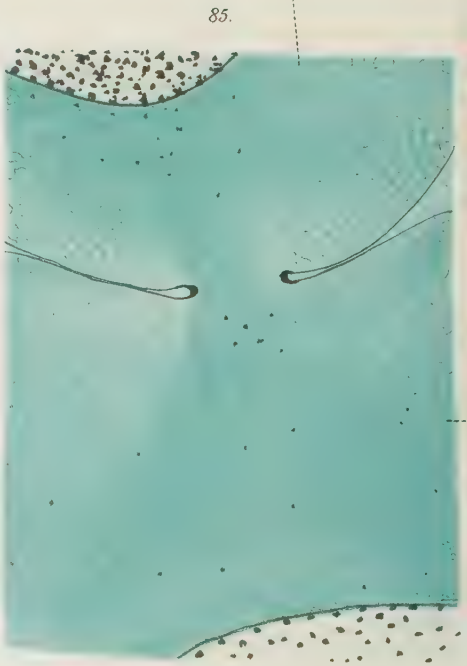


P. Weise, Lith., Jena


76.
Nzl.
Ezl

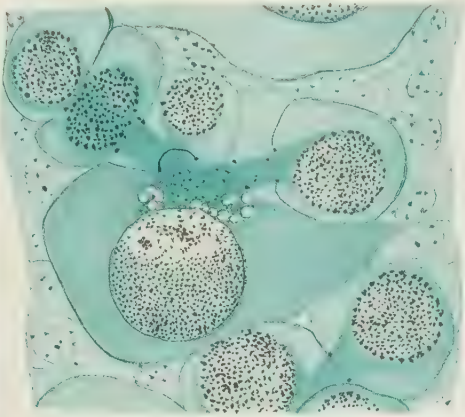
75.
Ept

84.

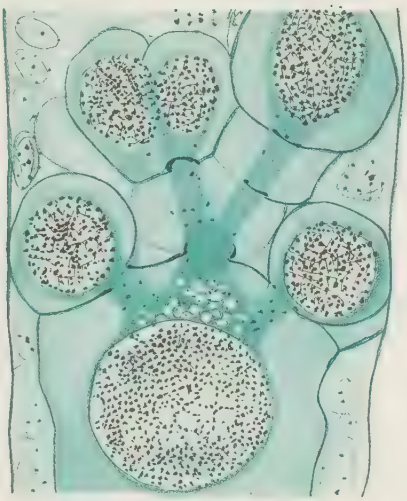

Nzl.
85.

74.

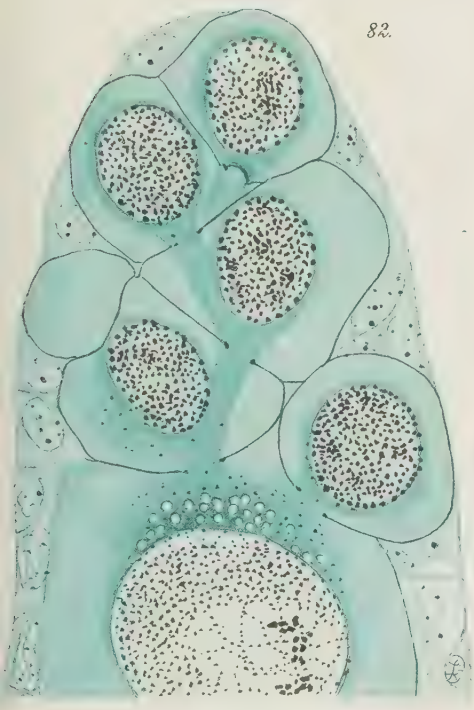
81.



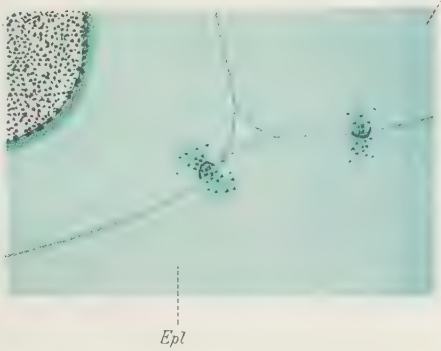
83.



82.



86.



P. Weise, Lith., Jena.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.